BULLETIN
du MUSÉUM NATIONAL
d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

sciences de la terre

68

N° 511 JANVIER-FÉVRIER 1978

BULLETIN

du

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Pr M. VACHON.

Comité directeur : Prs J. DORST, C. LÉVI, E. R. BRYGOO et R. LAFFITTE.

Conseillers scientifiques : Dr M.-L. BAUCHOT et Dr N. HALLÉ.

Rédacteur : Mme P. DUPÉRIER.

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 1 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

De 1971 à 1977, le *Bulletin* 3e série est divisé en cinq sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Écologie générale — Sciences physico-chimiques) et les articles paraissent par fascicules séparés. A partir de 1978 les articles sont regroupés en fascicules bimestriels, par section.

S'adresser :

— pour les **échanges, abonnements et achats au numéro**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, Service des ventes, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.

— pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1978

ABONNEMENT GÉNÉRAL : France, 530 F ; Étranger, 580 F.
ZOOLOGIE : France, 410 F ; Étranger, 450 F.
SCIENCES DE LA TERRE : France, 110 F ; Étranger, 120 F.
BOTANIQUE : France, 80 F ; Étranger, 90 F.
ÉCOLOGIE GÉNÉRALE : France, 70 F ; Étranger, 80 F.
SCIENCES PHYSICO-CHIMIQUES : France, 25 F ; Étranger, 30 F.

International Standard Serial Number (ISSN) : 0027-4070.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, n° 511, janvier-février 1978, Sciences de la Terre 68

SOMMAIRE

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3e sér., nº 511, janv.-févr. 1978,
Sciences de la Terre 68 : 1-36.

Croissance individuelle de *Beudanticeras beudanti* (Brongniart) et *Desnoceras latidorsatum* (Michelin) (Ammonitina, Albien). Comparaison avec le nautile et la spirule

par Yannicke Dauphin *

Résumé. — Les paramètres de croissance suivants ont été analysés : hauteur du tour, largeur des loges, rayon et angle spiral. La croissance est allométrique et ses constantes sont voisines chez *Beudanticeras* et *Desmoceras* d'une part, et chez le nautile et la spirule d'autre part. Il semble en outre que l'allure générale de la croissance est traduite par la hauteur du tour, tandis que les irrégularités sont révélées par la largeur des loges.

Abstract. — The following basic growth parametrrs of these different shells are analysed : chamber width, whorl height, radius and coiling spiral. Constants of allometry are similar in *Beudanticeras* and *Desmoceras*, and in *Nautilus* and *Spirula* on the other hand. It seems that chamber width explains detail irregularitirs in development, whereas whorl height points out general tendancies.

Introduction

La nécessité de reconnaître le stade de développement d'un organisme avant de le déterminer est depuis longtemps admise. La paléontologie actuelle s'intéressant davantage aux populations qu'aux individus, les études de croissance sont généralement établies à partir de séries de spécimens attribués à une même espèce, d'âges différents. Il est ainsi possible de déduire une courbe moyenne de croissance pour l'espèce. Toutefois si l'utilisation des moyennes fait disparaître les variations dues au hasard, elle peut également masquer les irrégularités de la courbe, phénomènes de croissance constants mais n'intervenant pas à un âge précis. On peut aussi aborder l'étude de la croissance par l'examen direct d'un individu, mais il est alors difficile de définir la position du spécimen choisi par rapport à l'ensemble de la population et il peut représenter un cas extrême. Le matériel paléontologique ne permet pas généralement l'emploi simultané de ces deux méthodes, et selon la qualité des spécimens un choix doit intervenir.

Les Céphalopodes constituent un exemple favorable à l'étude de la croissance individuelle, puisque, chez les ammonites notamment, la coquille adulte a conservé tous ses stades de croissance. Dès 1942, E. D. Currie a mis à profit ce phénomène en étudiant la croissance de diverses espèces de *Promicroceras* ; les courbes obtenues à partir de mesures effectuées sur des sections transversales médianes (plusieurs spécimens par espèce) montrent que le développement présente un caractère spécifique réel.

* *Laboratoire de Paléontologie des Invertébrés, T. 24, E 3, Université Paris VI, 4, place Jussieu, 75230 Paris Cedex 05 ; et Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.*

De telles observations nécessitent des spécimens dont la conservation est excellente, les éléments les plus utilisés et considérés comme caractéristiques étant la hauteur et la largeur du tour, l'épaisseur du test et des cloisons... *A priori*, la fossilisation en modifiant les microstructures et parfois la morphologie, interdit de telles mesures. Toutefois, selon l'influence de la diagenèse, l'ammonite n'est pas déformée et l'épaisseur du test reste proportionnelle à l'épaisseur originelle. Ainsi, il est au moins possible d'établir des comparaisons entre les développements individuels de spécimens issus d'un même gisement. D'autre part, cet apect de la croissance complète les observations anatomiques effectuées sur des individus en bon état.

Une analyse préalable de la microstructure des deux ammonites utilisées ici avait permis de vérifier leur excellent état de conservation dans les premiers tours, et de reconnaître que ces spécimens constituaient un matériel favorable à une étude de croissance individuelle.

Matériel et techniques d'étude

1. Matériel

Les deux ammonites appartiennent à la famille des Desmoceratidae ; ce sont un *Beudanticeras beudanti* (Brongniart) et un *Desmoceras latidorsatum* (Michelin) provenant de la collection J. Fromaget, conservée au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris. Elles ont été récoltées dans les niveaux marneux, glauconieux et phosphatés de l'Albien des environs de Gourdon (Alpes-Maritimes) (fig. 1 A-B).

Ces observations sont complétées par l'examen du développement des deux seuls Céphalopodes actuels à posséder une coquille cloisonnée et enroulée semblable à celle des ammonites : spirule et nautile. Ces spécimens font partie d'une importante collection récoltée en Nouvelle Calédonie (fig. 1 C). (Mission financée par la Fondation Singer-Polignac.)

Selon les auteurs, la coquille de la spirule représente soit un type très évolué et spécialisé, soit un type archaïque très proche des ancêtres secondaires des sépioïdes. Quelle que soit l'interprétation, il paraît intéressant de comparer les modalités de croissance de cette coquille, interne, avec celle des ammonites, et d'examiner les différences occasionnées par les positions relatives des parties molles et du test chez ces organismes.

Avec sa coquille externe et très involute, le nautile semble plus proche des ammonites que ne l'est la spirule. Le spécimen étudié, comme la plupart de ceux recueillis sur les plages, possède une chambre d'habitation incomplète. Il s'agit d'un *Nautilus macromphalus* Sowerby.

2. Techniques

a — *Préparation des spécimens*

Selon E. D. Currie (1942) « les taux de changements des différentes dimensions de la coquille d'une ammonite se mesurent le plus facilement sur des sections passant par le centre de la protoconque et à angle droit avec le plan d'enroulement » (section transver-

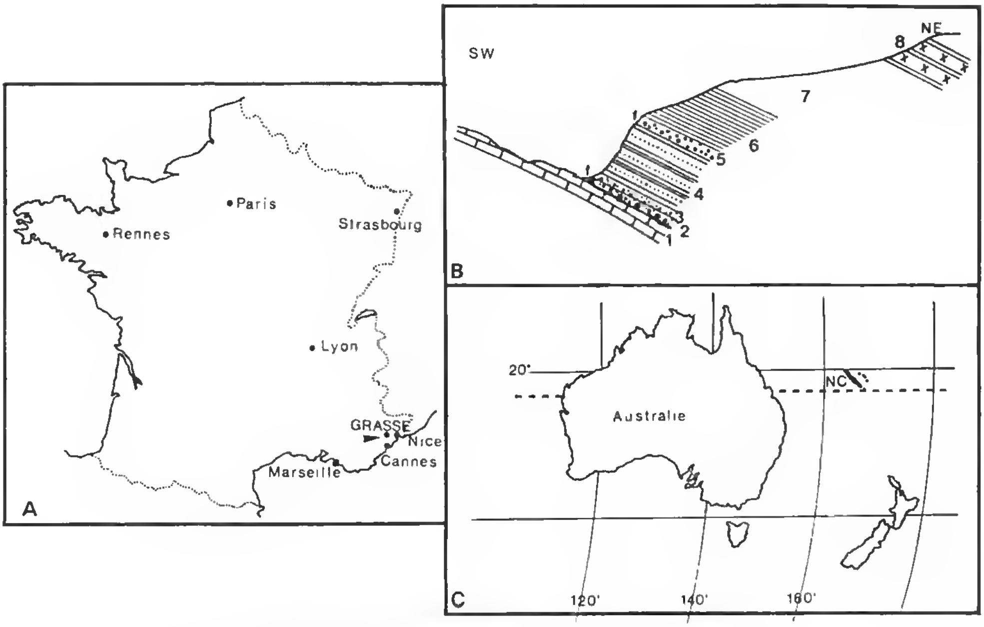


Fig. 1. — Carte de localisation des prélèvements.
A, Région de Gourdon (Alpes-Maritimes).
B, Coupe du gisement de Gourdon (d'après Jacob, 1907) : 1, bancs calcaires irréguliers ; 2, brèche transgressive à *Pulchellia* et *Leymeriella* ; 3, marnes à nodules phosphatés ; 4, alternance de marnes et de grès ; 5, marnes glauconieuses à nodules phosphatés, très fossilifères ; 6, marnes grèso-glauconieuses ; 7, éboulis ; 8, marnes et grès calcaires.
C, Nouvelle Calédonie dans le Pacifique Sud.

sale médiane). Certes, de telles sections permettent des mesures telles que recouvrement des tours, diamètre de l'ombilic, épaisseur du tour... mais les renseignements purement morphologiques (position de la première varice, position des premières cloisons, flange...) sont très réduits. D'autre part, la largeur des loges, leur surface, l'angle d'involution ne peuvent être mesurés qu'à intervalles relativement grands (un demi-tour) ; dans le cas d'individus incomplets, ou à tours peu nombreux, les données fournies par des sections longitudinales médianes sont plus complètes.

Les deux ammonites albiennes et le nautile ont été sectionnés selon un plan longitudinal médian ; la coquille de la spirule est extrêmement fragile ; en outre les insertions des cloisons sur la paroi sont bien visibles extérieurement (dans les premiers tours, elles sont accompagnées de constrictions). Les mesures ont été effectuées sur une photographie agrandie quatre fois, et sur tous les graphiques se rapportant à la spirule, les unités sont arbitraires. En effet, les dimensions réelles importent moins que la comparaison des stades de croissance des divers éléments des coquilles.

b — *Mesures*

Les deux ammonites ont été mesurées à la loupe binoculaire. L'absence d'ornementation sur la face ventrale rend impossible le contrôle de la position rigoureusement médiane

de la section, le siphon ne restant pas toujours exactement dans ce plan. Toutefois, il semble que les erreurs de mesure soient plus grandes que les imprécisions dues à une déviation de la section.

Symboles utilisés (fig. 2)

h : hauteur du tour, du point de contact (A) de la cloison avec le test de la face ventrale, jusqu'à la face ventrale du tour précédent (B) selon un rayon ; la hauteur du tour a été définie entre A et B plutôt qu'entre A et C, car le point de contact C du test et de la cloison est plus difficile à fixer avec précision que B.
l : largeur d'une loge, mesurée selon une droite (EF) sur la face ventrale.
l′ : largeur d'une loge, mesurée selon une droite (GH) sous le siphon.
R : rayon ; le centre de la protoconque des ammonites n'étant pas matérialisé, il a paru préférable de choisir un point arbitraire mais réel (J) comme point de référence pour la mesure de R. Selon les orientations des rayons, le diamètre de la protoconque (non constant car celle-ci n'est pas un cercle parfait), sera inclus ou non dans les rayons et ceci apparaîtra sur les graphiques d'autant plus nettement que R sera petit par rapport à ce diamètre. Le second point limite sera A.
a : angle d'involution correspondant à la première varice (nepionic constriction ou contriction népionique).
A partir des dimensions précédentes, on peut calculer :
a : angle de la spirale logarithmique.
S : surface de la section longitudinale médiane des loges, rapportée à la surface du rectangle AEKB ; S = l × h.

3. **Généralités sur la croissance**

Chez la plupart des organismes, la croissance n'est pas uniforme et est soumise à certaines limites. Généralement, elle est rapide au début du développement, puis se ralentit et peut même s'arrêter totalement à l'âge adulte. D'autre part chaque organe peut montrer un rythme de croissance particulier : « les changements morphologiques d'un animal en croissance sont dus à des croissances relatives. Cela signifie que certains éléments croissent plus ou moins rapidement que d'autres... » (*in* P. P. Grassé, 1966).

Les relations entre les dimensions d'un organe et celles du corps peuvent s'exprimer par la fonction suivante :

$$y = bx^{\alpha} \text{ (Teissier)}$$

fonction qui est une fonction puissance, et non pas une fonction exponentielle comme on le précise généralement. Teissier a qualifié d'allométrique la croissance d'un organe dont la vitesse diffère de celle du corps. Dans cette équation : x = dimension de référence, y = dimension du caractère comparé, α = taux d'allométrie, b = indice à l'origine.

Dans les cas les plus simples, le taux d'allométrie (α) reste constant pendant tout le développement ; mais en réalité la vitesse de croissance d'un organe varie dans le temps, et l'on peut ainsi déterminer des étapes ou stades de croissance. On ne peut donc considérer la valeur de α comme caractéristique d'une espèce.

La représentation graphique de la croissance est souvent utile. En coordonnées arithmétiques l'équation $y = bx^{\alpha}$ donne une courbe d'allure exponentielle, et est équivalente

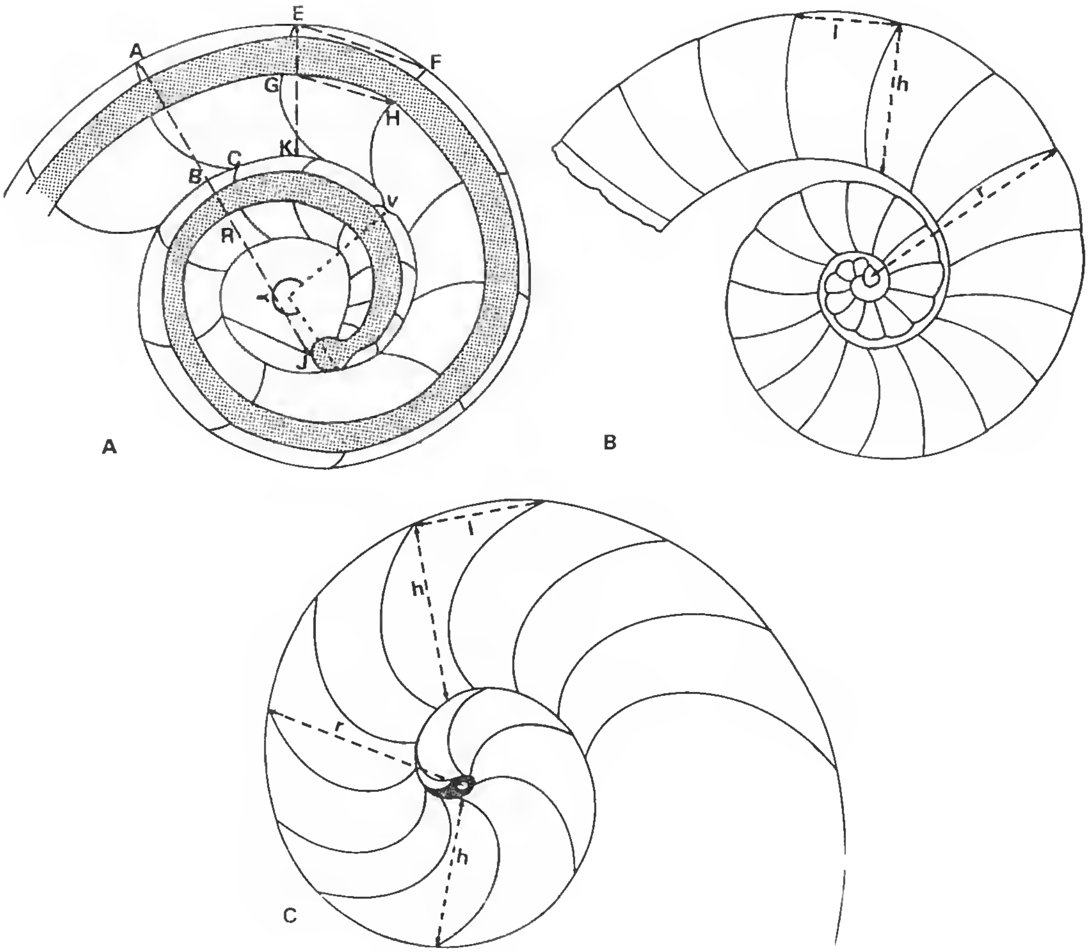


FIG. 2. — Mesures et symboles utilisés.
A, Ammonites ; B, Spirule ; C, Nautile.
h = hauteur du tour = AB ; l = largeur d'une loge = EF ; l' = largeur d'une loge = GH ; R = rayon = JA, JE ; α = angle d'involution.

de l'équation linéaire $\text{Log } y = \alpha \text{ Log } x + \text{Log } b$. Toutefois une droite en coordonnées logarithmiques peut donner une droite en coordonnées arithmétiques, et non pas une courbe ; il est donc nécessaire d'utiliser les deux types de coordonnées afin de connaître la forme exacte de la courbe.

Le coefficient de corrélation r permet de mesurer la force de la corrélation linéaire entre deux variables ; ce coefficient est égal à 1 quand un changement donné dans une variable correspond à un changement exactement proportionnel dans l'autre variable. L'absence de corrélation se traduit par un coefficient égal à 0.

Beudanticeras beudanti (Brongniart)

1. **Largeur des loges : l et l'**

Ces deux mesures ont été effectuées afin de déterminer l'influence du remplissage ; en effet la modification de la courbure des cloisons due à la recristallisation de la calcite risque d'être plus importante dans la zone comprenant l', ce volume — donc la dilatation possible — étant supérieur à celui de la zone située entre le siphon et la face ventrale.

Les points correspondant aux deux mesures définissent deux lignes presque parallèles (la courbe figurée sur le graphique en coordonnées arithmétiques est synthétique). Ceci n'implique pas obligatoirement une influence diagénétique nulle, la cloison liée au siphon possédant une flexibilité limitée.

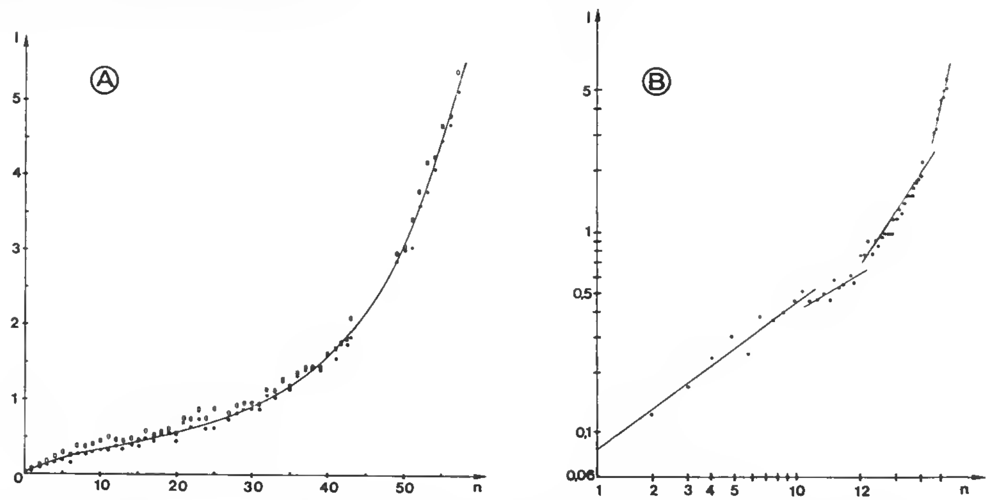


FIG. 3. — *Beudanticeras beudanti* (Brongniart). Variations de la largeur des loges en fonction du nombre de cloisons (l-n).
A, Coordonnées arithmétiques ; l = . ; l' = O.
B, Coordonnées logarithmiques ; l = .

En coordonnées arithmétiques, la courbe de la largeur des loges en fonction de leur nombre a une allure exponentielle, montrant que ces deux variables croissent à des taux différents. Toutefois le report de ces données en coordonnées logarithmiques n'aboutit pas à la formation d'un nuage de points répartis le long d'une droite, mais on observe plusieurs segments. Il est ainsi possible de décomposer la courbe obtenue en quatre segments distincts, chacun pouvant être considéré comme traduisant une croissance allométrique.

Les caractéristiques de ces différentes équations de croissance ont été calculées par la méthode de l'axe principal réduit. Bien que biologiquement il soit assez difficile de trouver une justification à l'utilisation de cet axe principal réduit, cette méthode est la plus utilisée pratiquement car elle n'implique pas que les deux variables soient indépendantes, elle ne varie pas avec l'échelle et enfin son calcul est simple (tabl. I).

TABLEAU I. — Caractéristiques de l'équation de croissance de *Beudanticeras beudanti* (Brongniart) — a : coefficient de pente de l'axe principal réduit ; b : valeur à l'origine de l'axe principal réduit ; r : coefficient de corrélation ; Sd : coefficient de dispersion absolue ; Da : coefficient de dispersion relative ; nb chb : nombre de loges des stades ; 1/2 t : nombre de 1/2 tour.

a	b	r	Sd	Da	nb chb	1/2t
0,040	0,057	0,74	7,57	126,16	1 - 11	2
0,019	0,209	0,82	4,64	29	12 - 20	4
0,057	-0,552	0,74	23,11	72,21	21 - 43	8
0,300	11,85	0,74	5,47	10,3	49 - x	x

La croissance de la largeur des loges en fonction du nombre de cloisons ne peut se traduire par une simple allométrie ; au cours des stades observés, la largeur des loges augmente plus rapidement que le nombre de septes, et cette différence s'accentue. Les coefficients de corrélation (r), bien que peu élevés, sont différents significativement de 0 avec un coefficient de sécurité supérieur à 99 %. Les coefficients de dispersion relative (Da) et absolue (Sd) sont élevés.

La croissance de la largeur des loges apparaît ainsi moins régulière que ne le laissait supposer la courbe établie en coordonnées arithmétiques.

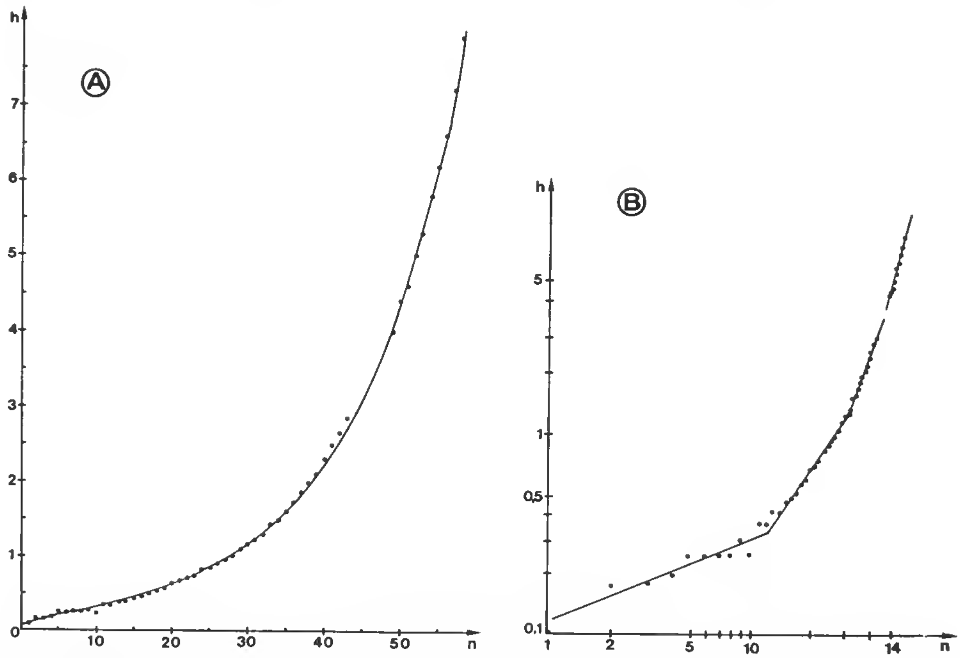


FIG. 4. — *Beudanticeras beudanti.* Variation de la hauteur du tour en fonction du nombre de cloisons (h-n).
A, Coordonnées arithmétiques. B, Coordonnées logarithmiques.

2. **Hauteur des loges : h**

Chez les ammonites, le test est formé avant la cloison qui lui est adjointe, et la formation de la première varice doit être à peu près contemporaine de celle du premier nacroseptum. Sur ce spécimen la première varice est située dans la 10e loge, à la fin du premier tour. L'une des hypothèses les plus vraisemblables est qu'elle correspond à la sortie de l'œuf, ce phénomène marquant la fin d'un stade de croissance et un changement de milieu de vie important. Ce phénomène devrait se révéler dans les courbes de croissance relative. D'autre part, si première varice et premier nacroseptum sont contemporains, il devient possible de comparer les stades de croissance des courbes l (largeur des loges) et h (hauteur du tour). Toutefois nous ignorons les modalités de croissance de la chambre d'habitation et ses modifications probables de proportions. Cette comparaison des courbes l et h ne pourra être qu'indicative.

La courbe de la hauteur des loges (h) en fonction du nombre de cloisons en coordonnées arithmétiques est plus régulière que la précédente (l). Notons que l'une des irrégularités les plus évidentes est constituée par le point de la 10e loge, loge où se trouve la première varice. Le ralentissement de croissance est net à ce niveau. Les coefficients de

Tableau II. — Caractéristiques de l'équation de croissance de *Beudanticeras beudanti.*

a	b	r	Sd	Da	nb chb	1/2t
0,020	0,114	0,69	11,87	158,2	1 - 14	3
0,046	-0,278	0,74	12,07	54,86	15 - 29	6
0,130	-2,873	0,74	10,95	29,96	30 - 43	8
0,419	-16,35	0,68	7,88	14,66	49 - x	x

dispersion (Da et Sd) sont élevés ; les coefficients de corrélation (r) diffèrent significativement de 0 (avec un coefficient de sécurité supérieur à 99 % pour les trois premiers stades, et à 95 % pour le dernier stade) (tabl. II).

La hauteur du tour croît plus rapidement que le nombre de loges, et que la largeur des loges (coefficients de croissance a plus élevés), sur cet individu.

3. **Rayon : R**

Le choix du point de références des mesures (excentré dans la protoconque) entraîne une courbe régulièrement bosselée et permet la mise en évidence du nombre de loges par tour d'involution.

Le rayon (R) augmente plus rapidement que la hauteur (h) puisqu'il enregistre et additionne les accroissements successifs des tours, mais l'allure générale de la courbe R est très

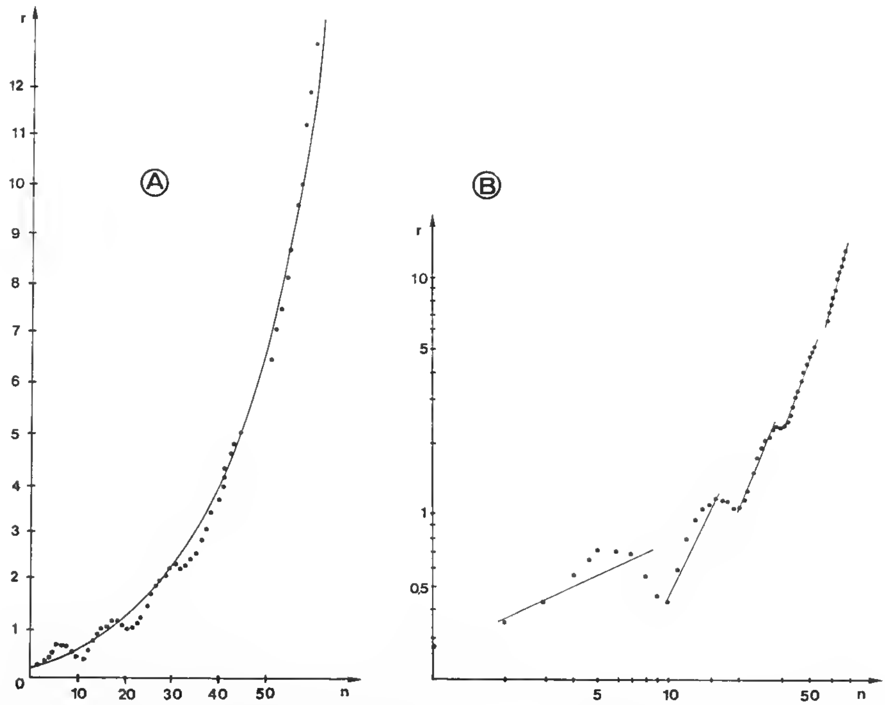


Fig. 5. — *Beudanticeras beudanti.* Variations du rayon en fonction du nombre de cloisons (r-n). A, Coordonnées arithmétiques. B, Coordonnées logarithmiques.

voisine de celle de h, quelles que soient les coordonnées choisies. La conversion du nombre de cloisons en demi-tours fait apparaître plus clairement les différents stades dont on peut fixer les limites aux second, quatrième et sixième demi-tours. Les différences entre les pentes des segments sont très faibles et les « stades » de croissance ne peuvent être discernés sur la courbe en coordonnées arithmétiques.

4. **Forme des loges**

a — *Surface des sections longitudinales médianes des loges :* $S = l \times h$

En coordonnées arithmétiques, la surface des loges semble augmenter très peu jusqu'à la vingtième chambre, les changements devenant perceptibles jusqu'à la trentième, et très rapides ensuite. Toutefois les coordonnées logarithmiques révèlent que la surface de la quatorzième loge est près de 20 fois supérieure à celle de la première. La dixième loge est marquée par un net ralentissement de la croissance, mais ce phénomène intervient à plusieurs reprises.

Comme les précédentes, cette courbe peut être divisée en segments, chacun correspondant à une phase de croissance dont les caractéristiques sont indiquées dans le tableau ci-après (tabl. III).

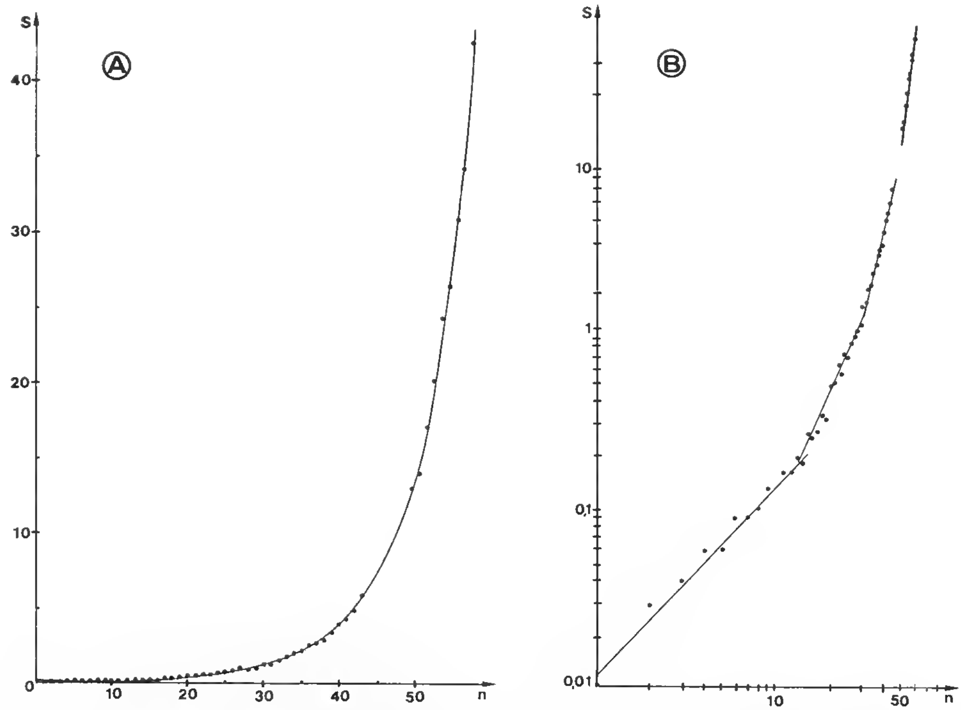


Fig. 6. — *Beudanticeras beudanti*. Variations de la surface des loges (en section longitudinale médiane) en fonction du nombre de cloisons (s-n).
A, Coordonnées arithmétiques. B, Coordonnées logarithmiques.

Tableau III. — Caractéristiques de l'équation de croissance de *Beudanticeras beudanti*.

a	b	r	Sd	Da	nb chb	1/2t
0,013	0,04	0,72	10,10	144,20	1 - 13	3
0,083	-1,22	0,76	9,06	42,1	14 - 29	6
0,357	-10,113	0,72	20,16	55,07	29 - 43	8
3,27	-148,58	0,85	13,53	23,49	49 - x	x

Les coefficients de corrélation (r) sont plus élevés que les précédents et diffèrent significativement de 0 avec un coefficient de sécurité supérieur à 99 %. Les coefficients de dispersion sont élevés.

Les limites des stades de croissance, exprimées en demi-tours, sont identiques à celles notées en analysant la croissance du rayon R. Nous ne pouvons, à partir de la surface, estimer le volume des loges car nous ignorons les modifications exactes subies par l'épaisseur du tour lors du développement.

b — *Hauteur du tour — Largeur des loges : l — h*

La forme de la section longitudinale médiane des loges se modifie : plus larges que hautes jusqu'à la douzième loge, elles sont ensuite aussi larges que hautes (32e loge), puis plus hautes que larges et la hauteur croît plus rapidement que la largeur dans la dernière phase observée.

Les caractéristiques des segments de la courbe ont été calculées et reportées dans le tableau ci-dessous. Les coefficients de dispersion absolue (Sd) sont faibles, et les changements de pente de la courbe ne correspondent pas exactement à la modification des proportions des chambres (tabl. IV).

Établies à partir d'un seul individu, ces observations ne peuvent être d'emblée généralisées et imputées à une adaptation au milieu lors du développement.

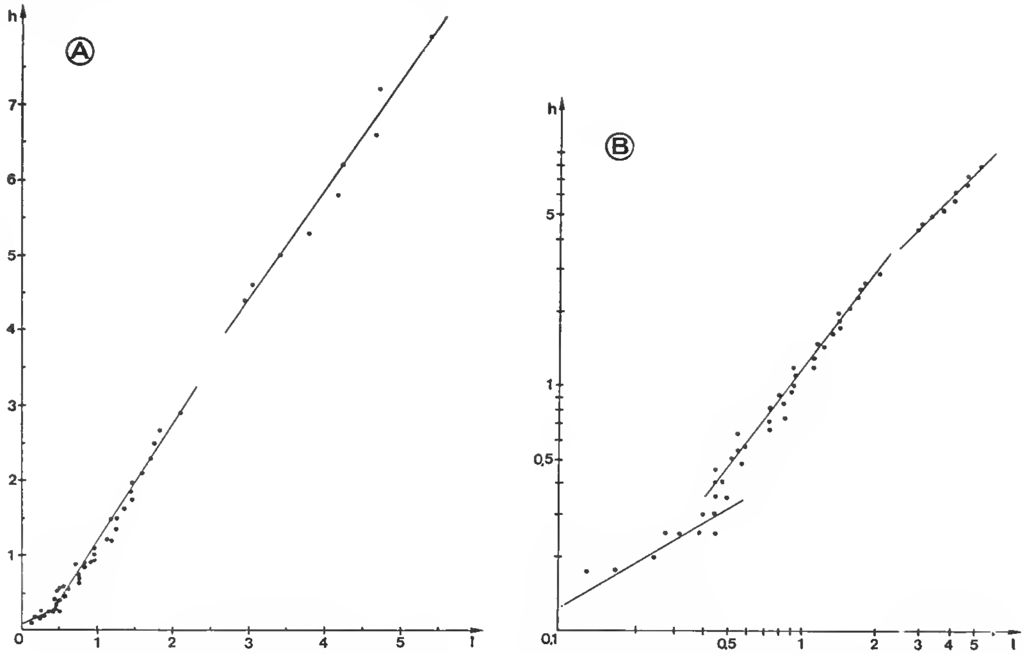


FIG. 7. — *Beudanticeras beudanti*. Variations de la hauteur du tour en fonction de la largeur des loges (h-l).
A, Coordonnées arithmétiques. B, Coordonnées logarithmiques.

5. **Angle spiral : a**

Selon E. D. CURRIE « il apparaît que les calculs de l'angle spiral basés sur les rapports des hauteurs médianes des tours ne donneront pas ... des résultats identiques à ceux déduits des rapports des diamètres, puisque la spirale de chaque stade inclut un stade précédent avec une courbure différente. » En d'autres termes, les rapports des hauteurs médianes

Tableau IV. — Caractéristiques de l'équation de croissance de *Beudanticeras beudanti*.

a	b	r	Sd	Da	nb chb	1/2t
2,27	-0,222	0,69	0,33	95,10	1 - 10	2
0,643	0,249	0,70	3,76	245	11 - 44	8
0,676	0,079	0,73	2,99	41,97	49 - x	x

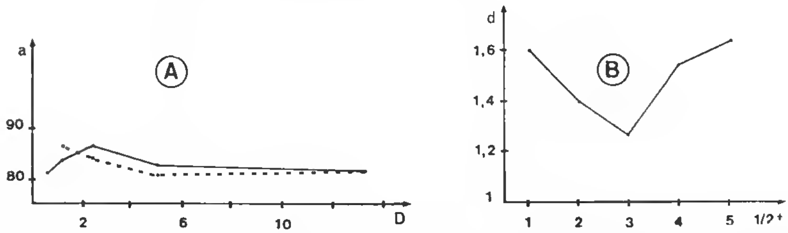


Fig. 8. — *Beudanticeras beudanti* : A, Variations de l'angle spiral en fonction du diamètre (a-D). B, Variations du rapport des rayons en fonction du nombre de 1/2 tour de la coquille (d — 1/2 t.).

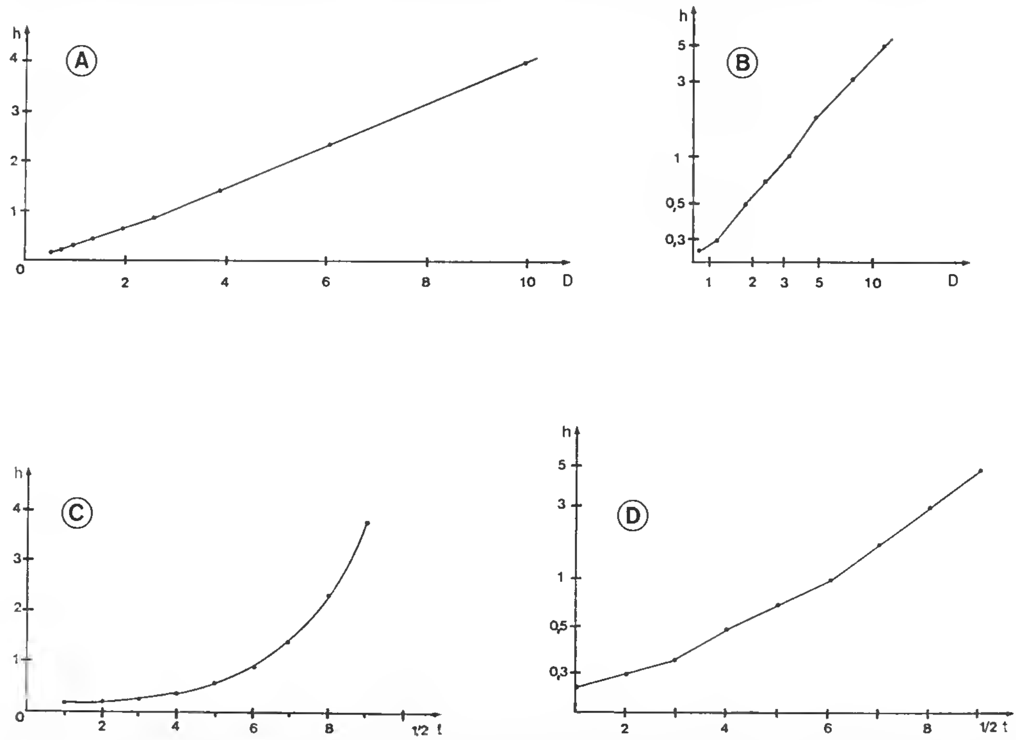


Fig. 9. — *Beudanticeras beudanti*. A et B : Variations de la hauteur du tour en fonction du diamètre (h-D) : A, Coordonnées arithmétiques. B, Coordonnées logarithmiques. — C et D : Variations de la hauteur du tour en fonction du nombre de 1/2 tour (h-1/2 t) : C, Coordonnées arithmétiques. D, Coordonnées logarithmiques.

des tours impliqueraient un certain angle spiral seulement si le même rapport avait été maintenu.

L'angle spiral « a » a été calculé d'après les rapports des rayons successifs sur un même diamètre à des intervalles d'un demi-tour, et des rapports des hauteurs successives du tour dans les mêmes conditions. Si l'angle spiral était constant, la courbe angle spiral (a) — diamètre (D) serait une droite horizontale. Or cette courbe change d'orientation à chaque demi-tour, les angles les plus nets étant situés aux troisième et quatrième ; il en est de même pour la courbe établie à partir des rapports des rayons successifs (d) en fonction du nombre de demi-tours.

E. D. Currie (1942) note également que « le taux d'accroissement de la hauteur médiane du tour ... traduit ... la spirale formée par le bord ventral de la coquille. Le graphique de la hauteur médiane du tour rapportée au diamètre est typique de l'espèce et indique la forme générale de la spirale ». La courbe h (hauteur médiane du tour) — D (diamètre) est caractérisée par un net changement de direction à D = 1,2 mm, les autres modifications étant beaucoup plus faibles.

Les diverses courbes mettent en évidence les modifications de l'enroulement au cours de la croissance. Il est possible que ces variations traduisent l'adaptation de l'organisme au nouvel équilibre hydrostatique dû à la création de nouvelles loges.

6. **Première varice**

L'angle d'involution est de 307°.

7. **Conclusion**

Bien que restreintes à un seul individu, ces observations permettent de noter que :
— la forme des loges en section longitudinale médiane évolue au cours du temps ;
— le taux de développement n'est pas constant ;
— les différentes dimensions ne croissent pas toutes à la même vitesse ;
— l'individu est jeune : certes d'autres caractères morphologiques externes permettaient de l'affirmer, mais la seule forme des courbes caractérise ce fait : la première partie des courbes en S classiques intervient ici.

Selon K. Mangold-Wirz, les Céphalopodes de la Méditerranée ont une période de croissance très rapide, puis une seconde période ralentie qui correspond à la maturation et se termine par la ponte. Dans aucun des graphiques de cet individu, la seconde période ne peut être reconnue ; la partie conservée par la fossilisation de cette coquille est celle d'un spécimen immature.

Desmoceras latidorsatum (Michelin)

1. **Largeur des loges : l**

Le report de la largeur des loges en fonction du nombre de cloisons aboutit à la formation, en coordonnées arithmétiques, d'une courbe d'allure exponentielle très semblable à

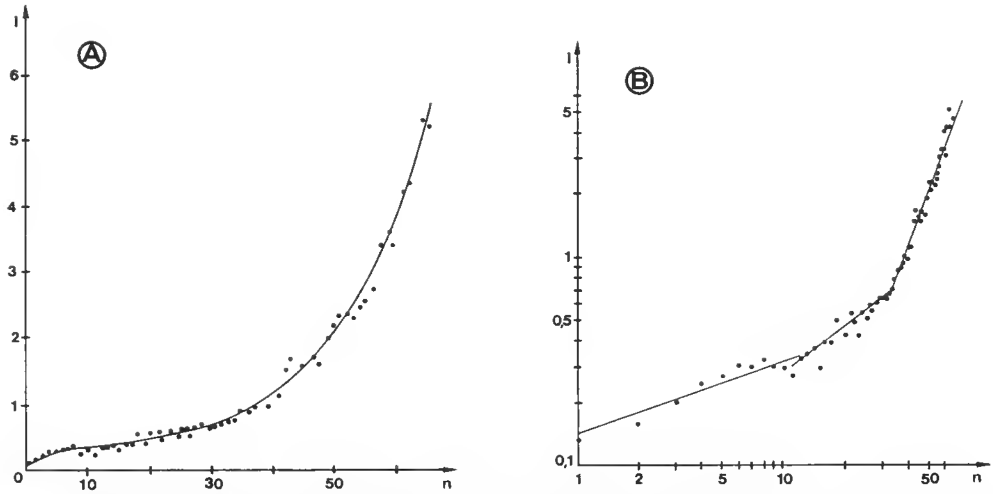


FIG. 10. — *Desmoceras latidorsatum* (Michelin). Variations de la largeur des loges en fonction du nombre de cloisons (l-n).
A, Coordonnées arithmétiques. B, Coordonnées logarithmiques.

celle de *B. beudanti*, mais légèrement plus ouverte. Toutefois les coordonnées logarithmiques permettent d'apprécier plus exactement les différences. Le premier stade comporte onze loges (dix pour *B. beudanti*) ; le taux de corrélation (r) est plus élevé et diffère de zéro (avec un coefficient de sécurité supérieur à 99 %). Les coefficients de dispersion sont voisins de ceux du spécimen précédent, mais les taux d'allométrie (a) et les indices à l'origine (b) diffèrent. Le second stade de croissance est représenté par une droite dont la pente est proche de celle du segment précédent. Le taux de corrélation (r) diffère de zéro (avec un coefficient de sécurité supérieur à 99 %). Le nombre de cloisons est plus élevé que dans le premier stade et la 31e loge se situe dans le sixième demi-tour. Le dernier stade conservé comporte le nombre le plus élevé de septes et de nombreuses irrégularités apparaissent ; mais l'influence du remplissage ne peut être négligée : le canal siphonal de l'une des chambres remplie de calcite sparitique est cassé et ses deux lèvres sont écartées. Le coefficient de corrélation diffère significativement de 0 (coefficient de sécurité supérieur à 99 %).

Les caractéristiques des équations de croissance des différents stades sont reportées dans le tableau ci-dessous (tabl. V).

TABLEAU V. — Caractéristiques de l'équation de croissance de *Desmoceras latidorsatum* (Michelin).

a	b	r	Sd	Da	nb chb	1/2t
0,020	0,152	0,82	6,29	125,8	1 - 10	2
0,019	0,091	0,82	16,64	79,23	11 - 31	6
0,136	-4,203	0,71	40,27	80,17	32 - 63	10

2. **Hauteur des loges : h**

Comme pour le spécimen précédent, cette courbe est plus régulière que la courbe établie à partir de la largeur des loges. Deux facteurs peuvent être responsables de ce fait. Le remplissage, bien qu'ayant relativement peu d'influence, ne peut être oublié et il est probable que s'il existe une dilatation, celle-ci s'effectue aux dépens de la largeur des loges plutôt qu'à ceux de la hauteur du tour, les tours successifs étant étroitement solidaires. En outre la croissance du test est continue par rapport aux cloisons et subit moins l'influence des conditions momentanées du milieu que la sécrétion des septes.

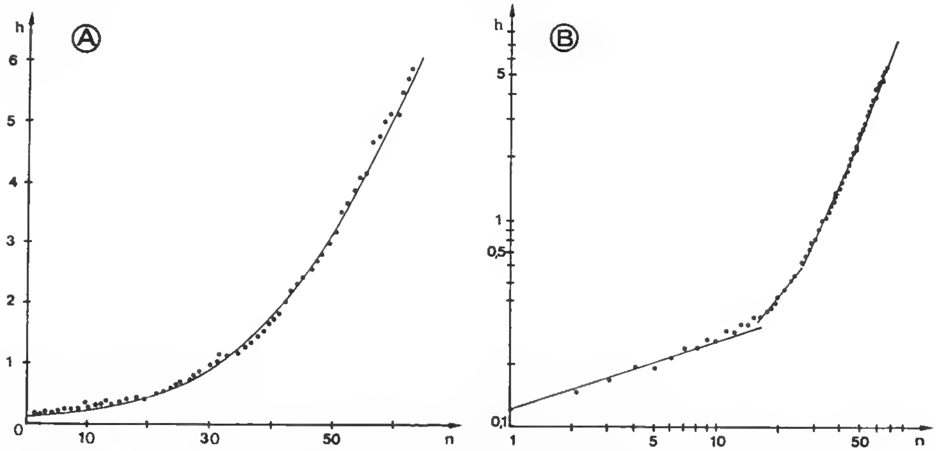


FIG. 11. — *Desmoceras latidorsatum*. Variations de la hauteur du tour en fonction du nombre de cloisons (h-n).
A, Coordonnées arithmétiques. B, Coordonnées logarithmiques.

La croissance, qui s'accélère régulièrement, est cependant plus lente (pour tous les stades) que celle de *B. beudanti*. Le second stade est caractérisé par un coefficient de corrélation (r) assez faible et qui ne diffère pas significativement de 0 (tabl. VI).

TABLEAU VI. — Caractéristiques de l'équation de croissance de *Desmoceras latidorsatum*.

a	b	r	Sd	Da	nb chb	1/2t
0,015	0,128	0,74	12,06	150,75	1 - 15	3
0,028	-0,106	0,66	5,34	27,38	16 - 23	4
0,089	-1,780	0,97	10,10	31,55	24 - 41	7
0,209	-7,279	0,86	14,14	26,86	42 - 63	0

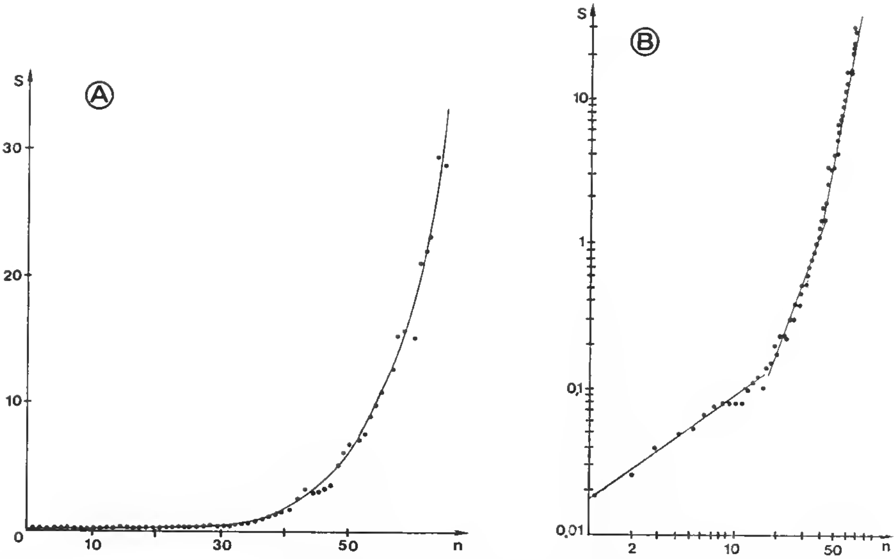


FIG. 12. — *Desmoceras latidorsatum.* Variations de la surface des loges en fonction du nombre de cloisons (S-n).
A, Coordonnées arithmétiques. B, Coordonnées logarithmiques.

3. Forme des loges

a — *Surface des sections longitudinales médianes : $S = l \times h$*

La construction de la courbe représentant l'évolution de la surface des loges, en coordonnées arithmétiques, ne permet pas l'observation des phénomènes intervenant dans les premières loges ; aussi est-il nécessaire d'utiliser les coordonnées logarithmiques.

Le calcul des taux d'allométrie (a) révèle que la croissance du second stade est moins rapide que celle du premier. Tous les coefficients de corrélation (r) diffèrent significativement de 0 (avec un coefficient de sécurité supérieur à 99 %). Les coefficients de dispersion sont élevés. Dans les douze premières loges, puis dans les dix-neuf suivantes, la surface est multipliée par 10 (tabl. VII).

TABLEAU VII. — Caractéristiques de l'équation de croissance de *Desmoceras latidorsatum.*

a	b	r	Sd	Da	nb chb	1/2t
0,067	0,018	0,72	12,51	156,37	1 - 15	3
0,039	-0,56	0,75	15,57	63,55	16 - 33	6
0,285	-9,06	0,81	8,63	21,57	34 - 46	8
1,52	-69,30	0,73	27,06	47,61	47 - 63	10

b — *Hauteur du tour — Largeur des loges : h — l* (tabl. VIII)

La forme des chambres évolue au cours du développement ; dans le premier stade elles sont à peu près aussi hautes que larges ; dans le second stade la hauteur croît plus rapidement que la largeur, tandis que le phénomène s'inverse au cours de la dernière phase, sans être toutefois assez accentué pour que les loges deviennent plus larges que hautes. Seul le coefficient de corrélation (r) du 3e stade ne diffère pas significativement de 0.

TABLEAU VIII. — Caractéristiques de l'équation de croissance de *Spirula spirula* (L.).

a	b	r	Sd	Da	nb chb	1/2t
0,80	0,083	0,68	0,88	169,23	1 - 27	5
0,73	0,004	0,74	4,69	181,78	28 - 56	9
1,78	4,842	0,69	1,83	28,32	57 - 63	10

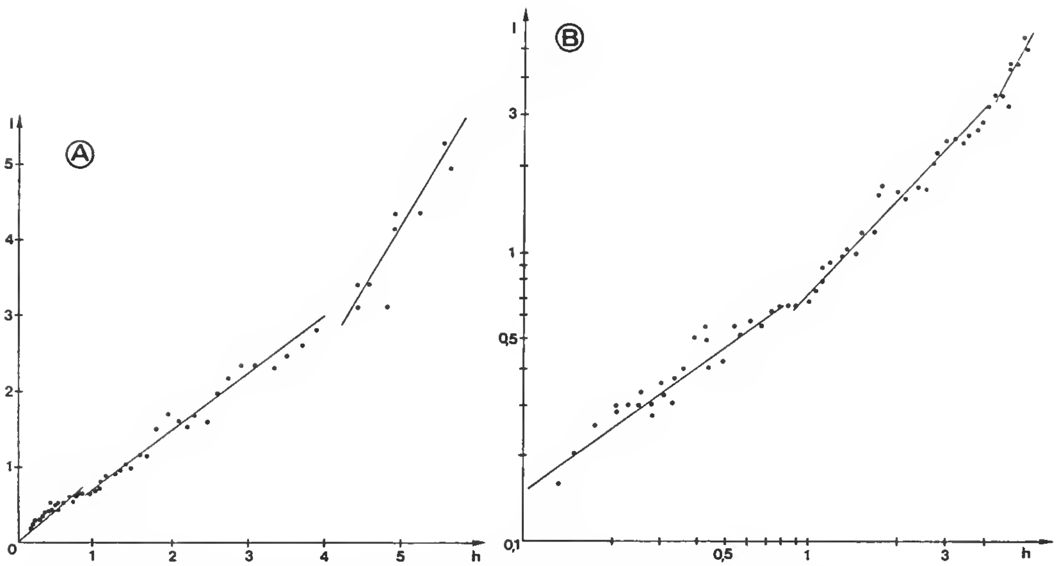


FIG. 13. — *Desmoceras latidorsatum.* Variations de la largeur des loges en fonction de la hauteur du tour (l-n).
A, Coordonnées arithmétiques. B, Coordonnées logarithmiques.

4. **Angle spiral : a**

Cet angle a été calculé d'après les rapports des rayons successifs et des hauteurs successives des tours à des intervalles d'un demi-tour, sur un même diamètre.

L'angle spiral a varie au cours de la croissance, notamment à un diamètre égal à

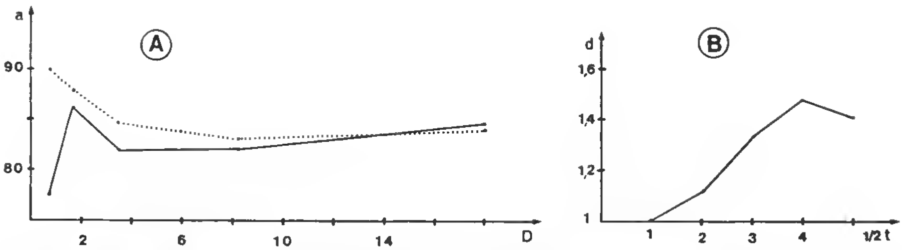


FIG. 14. — *Desmoceras latidorsatum*. A, Variations de l'angle spiral en fonction du diamètre (a-D). B, Variations du rapport des rayons en fonction du nombre de 1/2 tour (d-1/2 t).

1,7 mm. La rupture de pente la plus nette dans la courbe hauteur du tour (h) — diamètre (D) intervient à un diamètre égal à 8,25 mm, tandis que la courbe hauteur du tour (h) — nombre de demi-tours, régulière en coordonnées arithmétiques, montre plusieurs segments en coordonnées logarithmiques.

En fait il semble que l'angle spiral se modifie tout au long du développement et que les changements observés soient dus à la discontinuité des mesures faites à intervalles réguliers.

5. **Conclusion**

Sur ce spécimen nous pouvons constater que :

— la forme des loges en section longitudinale médiane évolue au cours de la croissance : équilatérales à l'origine, elles deviennent plus hautes que larges ;

— le taux de développement n'est pas constant ;

— les différentes parties de la coquille ne croissent pas à la même vitesse ;

— la partie de la coquille conservée correspond à une phase jeune et immature d'un individu.

Spirula spirula (Linné)

1. **Largeur des loges** : l (fig. 15-16)

Alors que le rapport de la largeur des loges en fonction du nombre de cloisons formait une courbe régulière d'allure exponentielle chez les deux ammonites de Gourdon, la ligne obtenue est en apparence différente dans le cas de la spirule. Dans une première partie (15e cloison environ), la largeur des loges croît assez régulièrement ; puis intervient une pause et la croissance reprend, la courbe de cette seconde partie ayant une allure exponentielle. Au terme de cette phase, la largeur des loges diminue progressivement jusqu'à la dernière conservée.

Bien que le nombre total de cloisons soit inférieur à celui des ammonites, ce spécimen peut être considéré comme adulte et entier, ce qui n'était pas le cas de *B. beudanti* et *D. latidorsatum*. L'arrêt de croissance et la diminution de la largeur des loges ne peuvent donc

TABLEAU IX. — Caractéristiques de l'équation de croissance de *Spirula spirula*.

a	b	r	Sd	Da	nb chb	1/2t
5,53	17,53	0,73	62,30	104,7	1 - 14	2
2,77	69,76	0,80	11,64	95,09	15 - 22	3
12,17	142,27	0,71	29,30	178	23 - 27	4
15,59	280,70	0,75	34,93	17,52	28 - 32	4

constituer une différence fondamentale ; le resserrement des dernières cloisons est en effet une caractéristique commune chez les Céphalopodes qui arrivent à maturité. Il est toutefois difficile de déterminer la cause du premier arrêt de croissance, si l'on considère que, selon A. F. BRUUN, les spirules arrivent à la maturité sexuelle à un an environ, et que probablement elles pondent une seule fois. Cet arrêt de croissance a été observé sur de nombreux autres spécimens et ne peut être imputé à une variation individuelle.

Les taux de croissance sont élevés, ainsi que les coefficients de dispersion ; seuls les coefficients de corrélation (r) des deux premiers stades diffèrent significativement de 0 (avec un coefficient de sécurité supérieur à 99 %) (tabl. IX).

2. **Hauteur des loges : h** (fig. 15-16)

La hauteur des loges croît plus régulièrement que leur largeur, mais elle est également soumise à une diminution à partir de la 28e chambre ; ce phénomène a été observé sur de nombreux spécimens et ne peut être attribué à une variation individuelle. Une influence de la diagenèse qui aurait comprimé le tour ne peut être envisagée sur une coquille actuelle.

Les coefficients de dispersion (Da et Sd) sont élevés et les coefficients de corrélation des deux premiers stades diffèrent significativement de 0 (à 95 % pour le premier et 99 % pour le second). Les taux de croissance (a) sont élevés, mais n'augmentent pas régulièrement (tabl. X).

TABLEAU X. — Caractéristiques de l'équation de croissance de *Spirula spirula*.

a	b	r	Sd	Da	nb chb	1/2t
6,36	16,38	0,75	29,51	65	1 - 8	1
10,54	9,99	0,71	207,8	11,1	9 - 28	4
5,65	103,8	0,76	12,59	4,4	29 - 32	4

3. **Rayon : R** (fig. 15-16 ; tabl. XI)

Les taux d'allométrie du rayon R sont successivement faible-élevé, faible-élevé, la deuxième étape étant plus rapide que la première ; ceci traduit le déroulement accentué

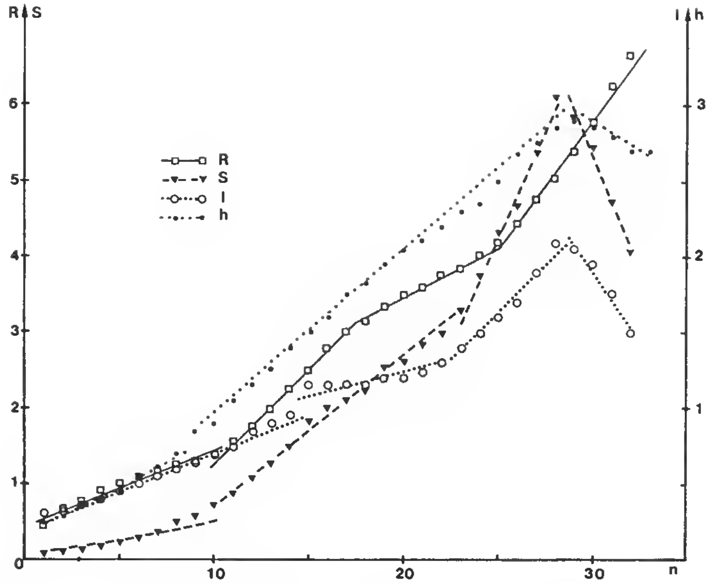


FIG. 15. — *Spirula spirula* (L). Variations des dimensions en fonction du nombre de cloisons (n) en coordonnées arithmétiques. Hauteur du tour = h ; largeur des loges = l ; rayon = R ; surface des loges = S.

de la coquille vers les dernières chambres. Cette alternance est visible sur le test, notamment au niveau du dernier tour sur lequel on peut observer que la distance entre les tours augmente, diminue et croît à nouveau. Il apparaît ainsi que le déroulement n'est pas aussi régulier qu'on le suppose généralement ; cette alternance de déroulement et resserrement de la spire est nette sur de nombreux spécimens. Il est probable que ces irrégularités de croissance sont masquées dans une étude de population, et que la croissance individuelle les révèle.

TABLEAU XI. — Caractéristiques de l'équation de croissance de *Spirula spirula.*

a	b	r	Sd	Da	nb chb	l/2t
10,39	43,27	0,82	48,53	51,01	1 - 9	1
23,81	-106,43	0,77	104,7	48,6	10 - 17	3
13,63	73,77	0,72	54,10	149	18 - 24	3
35,46	-479,61	0,75	162,5	31,5	25 - 32	4

4. Forme des loges

a — *Surface des loges :* $S = l \times h$ (fig. 15-16)

Les taux d'allométrie des différents stades augmentent régulièrement en valeur absolue, et les limites entre deux segments successifs traduisent les influences des deux dimensions

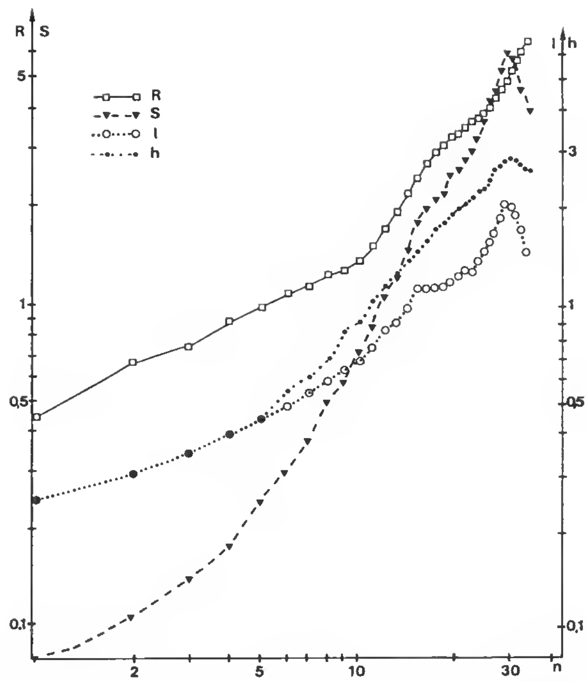


FIG. 16. — *Spirula spirula.* Variations des dimensions en fonction du nombre de cloisons (n) en coordonnées logarithmiques. Hauteur du tour = h ; largeur des loges = l ; rayon = R ; surface des loges = S.

de base du calcul de la surface S. Ainsi le palier de la courbe largeur des loges-nombre de septes reste légèrement marqué dans S, mais est tempéré par l'action de la hauteur.

Les coefficients de dispersion absolue sont élevés, et seuls les deux premiers coefficients de corrélation (r) sont significativement différents de 0. La décroissance de la surface dans les dernières loges est nette (tabl. XII).

Jusqu'à la 15e loge, l'allure de cette courbe est tout à fait comparable à celles des deux ammonites de l'Albien de Gourdon, ce qui n'était pas le cas des courbes l (largeur) et h (hauteur du tour) qui, en coordonnées arithmétiques, sont beaucoup plus rectilignes que celles des ammonites.

TABLEAU XII. — Caractéristiques de l'équation de croissance de *Spirula spirula*

a	b	r	Sd	Da	nb chb	1/2t
6,59	-4,86	0,73	36,80	4,52	1 - 9	1
19,49	-121,73	0,74	189,70	0,52	10 - 22	3
55,58	-958,29	0,74	167,30	0,79	23 - 28	4
61,58	1345,46	0,82	77,89	0,03	29 - 32	4

b — *Largeur des loges* — *Hauteur du tour : l — h* (fig. 17)

Alors que chez les Céphalopodes à coquille externe, on admet que la sortie de l'œuf correspond à la formation de la première varice et du premier nacroseptum, ces formations sont absentes chez les Dibranchiaux. La coquille étant interne chez les animaux de ce groupe, elle n'a aucun besoin de couche supplémentaire (la nacre) qui contribue à la renforcer quand elle n'est plus protégée par l'œuf ; certes la nacre existe dans ces tests, mais sa structure est particulière et sa sécrétion ne correspond pas à une modification du milieu de vie. En outre, l'absence de la chambre d'habitation permet de considérer comme pratiquement contemporains les deux éléments contribuant à l'existence d'une loge : paroi externe et septe. Il est alors possible de comparer l'évolution de h et l et de déterminer de véritables stades de croissance.

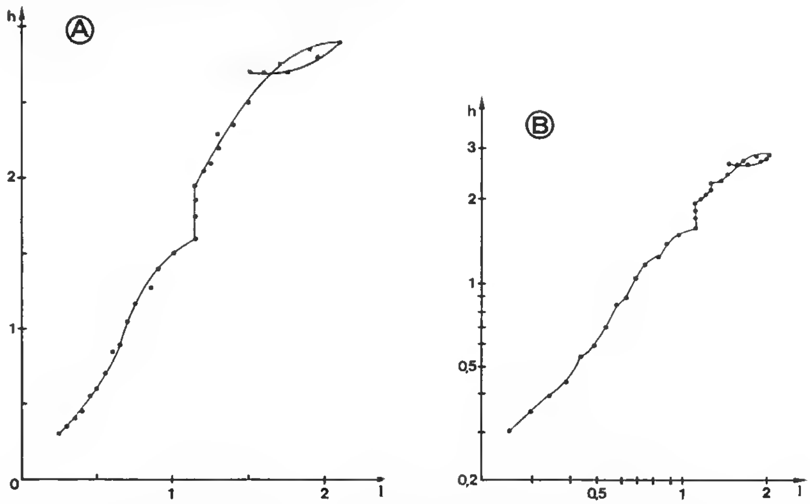


Fig. 17. — *Spirula spirula*. Variations de la hauteur du tour en fonction de la largeur des loges (h-l). A, Coordonnées arithmétiques. B, Coordonnées logarithmiques.

Toutes les loges sont plus hautes que larges et cette différence s'accentue au cours du développement. Les points représentant les quatorze premières loges sont grossièrement alignés et cette phase peut être considérée comme allométrique. Au-delà, il est difficile de

Tableau XIII. — Caractéristiques de l'équation de croissance de *Spirula spirula*.

a	b	r	Sd	Da	nb chb	1/2t
2,907	-40,01	0,96	30,75	3,9	1 - 4	1
0,755	61,87	0,79	34,83	24,4	5 - 10	2
2,170	-99,50	0,73	106,3	39,1	11 - 17	3
1,463	36,58	0,69	118,6	26,8	18 - 26	4
6,896	-1365,88	0,76	113,1	17,9	27 - 32	4

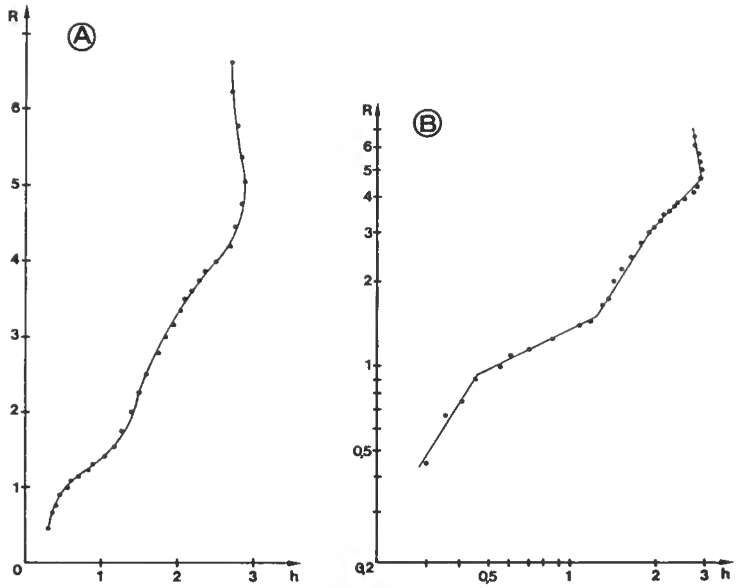


FIG. 18. — *Spirula spirula.* Variations du rayon en fonction de la hauteur du tour (R-h). A, Coordonnées arithmétiques. B, Coordonnées logarithmiques.

délimiter des segments de droite comportant plus de trois loges et on ne peut qualifier la croissance d'allométrique. Elle devient beaucoup plus complexe, notamment dans les toutes dernières chambres où les deux dimensions régressent simultanément (tabl. XIII).

5. **Rayon — Hauteur des loges : R — h** (fig. 18)

La courbe R — h doit également être divisée en de nombreux segments pour reconnaître des stades de croissance allométriques. La vitesse ne croît pas régulièrement au cours du développement et les phases sont successivement rapides et lentes.

Les coefficients de dispersion (Sd et Da) restent élevés, et seuls les coefficients de corrélation (r) des premier et quatrième stades diffèrent significativement de 0 (avec un taux de sécurité de 95 %).

6. **Angle spiral : a** (fig. 19)

L'angle spiral a été calculé d'après les rapports des rayons successifs à des intervalles de un demi-tour.

La droite brisée obtenue reflète les variations de l'enroulement de la spire, fait observé sur la courbe rayon-nombre de cloisons. Le déroulement de la coquille permet de constater ces fluctuations extérieurement, remarque difficile à vérifier sur une coquille involute ou simplement à tours jointifs.

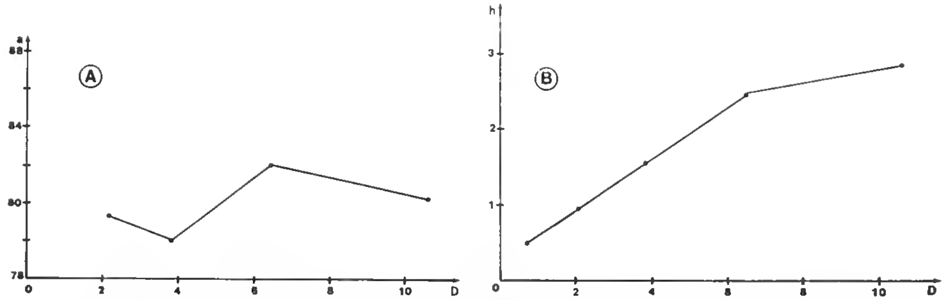


FIG. 19. — *Spirula spirula.* A, Variations de l'angle spiral en fonction du diamètre (a-D). B, Variations de la hauteur du tour en fonction du diamètre (h-D).

Le report de la hauteur du tour en fonction du diamètre montre que la croissance est linéaire jusqu'à la 24e cloison, mais les mesures étant effectuées à des intervalles relativement grands, les irrégularités intermédiaires notées dans les autres courbes sont « effacées » et la courbe est simplifiée par rapport aux précédentes.

7. **Conclusion**

Les courbes de croissance des différentes parties de la coquille présentent la forme classique des courbes en S et permettent de vérifier que l'animal est adulte. Nous pouvons d'ailleurs noter que, dans cette phase adulte, le resserrement des cloisons est accompagné par une diminution de la hauteur du tour, phénomène que l'on retrouve quelquefois chez les ammonites. D'autre part, le déroulement de la spire n'est pas uniforme, la distance entre les tours augmentant et diminuant alternativement.

Nautilus macromphalus Sowerby

1. **Largeur des loges** : l (fig. 20B-23)

La largeur des loges ne croît pas régulièrement ; on observe en effet une brusque diminution à la 6e, et surtout à la 7e loge. Ce fait est depuis longtemps connu, mais son interprétation reste incertaine ; il semble que ce resserrement corresponde à l'éclosion, la coquille étant déjà formée et possédant quelques cloisons. La croissance est ensuite à peu près régulière jusqu'à l'avant-dernière cloison ; la dernière loge est très étroite et la dernière cloison plus épaisse que les précédentes. Ces faits sont caractéristiques d'un individu ayant atteint la maturité sexuelle.

Les coefficients de corrélation des premier et troisième stades diffèrent significativement de 0 (avec un coefficient de sécurité de 95 % et 99 % respectivement). Les taux d'allométrie (a) ne sont pas régulièrement croissants. Les coefficients de dispersion (Da et Sd) sont élevés (tabl. XIV).

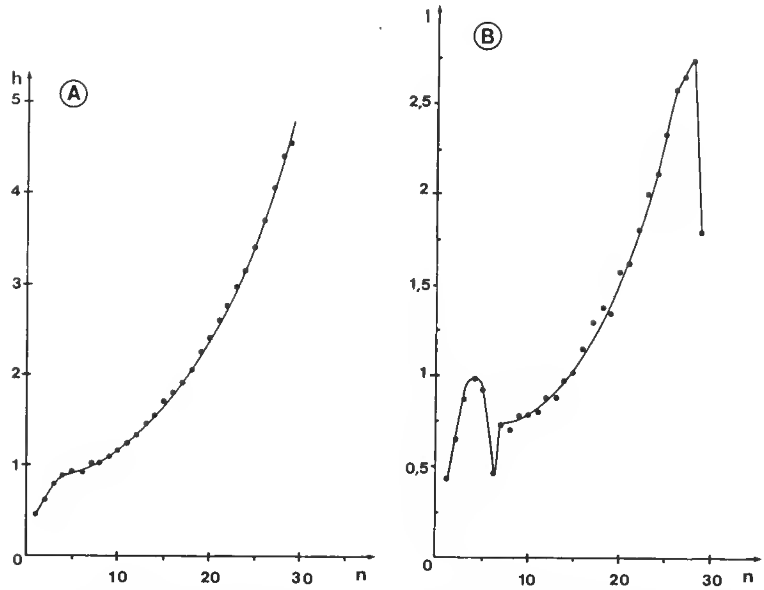


FIG. 20. — *Nautilus macromphalus* Sowerby. A, Variations de la hauteur du tour en fonction du nombre de cloisons (h-n). B, Variations de la largeur des loges en fonction du nombre de cloisons (l-n).

2. **Hauteur des loges : h** (fig. 20A-23)

La hauteur du tour a été mesurée sans tenir compte de l'épaisseur du test (cf. § 3 : rayon).

La courbe établie en fonction de la hauteur du tour et du nombre de septes est plus régulière que la précédente. Elle marque toutefois un palier au niveau des 6e et 7e loges, avant de montrer une allure exponentielle classique en coordonnées arithmétiques. Les

TABLEAU XIV. — Caractéristiques de l'équation de croissance de *Nautilus macromphalus* Sowerby

a	b	r	Sd	Da	nb chb	1/2t
12,83	26,70	0,82	32,30	45,06	1 - 6	2
3,02	48,90	0,68	10,65	13,6	7 - 12	3
12,96	-85,58	0,75	169,6	98,5	13 - 28	5
x	x	x	x	x	29 - x	x

coefficients de dispersion sont élevés. Les coefficients de corrélation (r) diffèrent significativement de 0 (à 95 % pour les deux premiers stades, et 99 % pour le dernier). La valeur du taux d'allométrie (a) croît à chaque stade (tabl. XV).

Tableau XV. — Caractéristiques de l'équation de croissance de *Nautilus macromphalus*.

a	b	r	Sd	Da	nb chb	1/2t
8,46	44,18	0,74	37,90	46,01	1 - 8	2
10,61	9,03	0,74	59,52	40,35	9 - 17	4
23,30	-227,55	0,75	197,25	61,48	18 - 29	5

3. **Rayon** : **R** (fig. 22B-23 ; tabl. XVI)

Une mesure exacte du rayon de la coquille d'un nautile devrait comporter uniquement la partie ventrale du test, la partie dorsale adjacente appartenant au tour suivant. Comme il n'est pas toujours très aisé de fixer la limite entre test ventral et dorsal sur une section, le rayon R a été mesuré en incorporant toute l'épaisseur de la paroi externe au point donné.

Tableau XVI. — Caractéristiques de l'équation de croissance de *Nautilus macromphalus*.

a	b	r	Sd	Da	nb chb	1/2t
16,98	24,57	0,76	49,32	58,7	1 - 6	2
15,70	22,90	0,79	137,6	60,5	7 - 19	4
40,30	-483,5	0,74	305,0	58,1	20 - 29	5

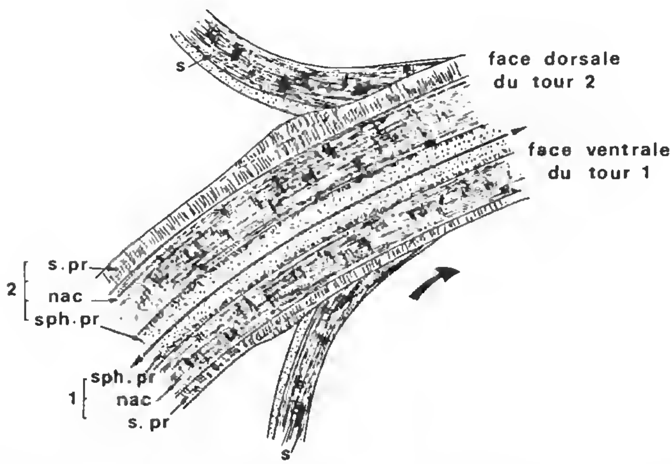


Fig. 21. — *Nautilus pompilius*. Microstructure de la paroi externe du test et des cloisons s — pr = couche semi prismatique ; nac = couche nacrée ; sph. pr. = couche sphérulitique prismatique ; s = septe.

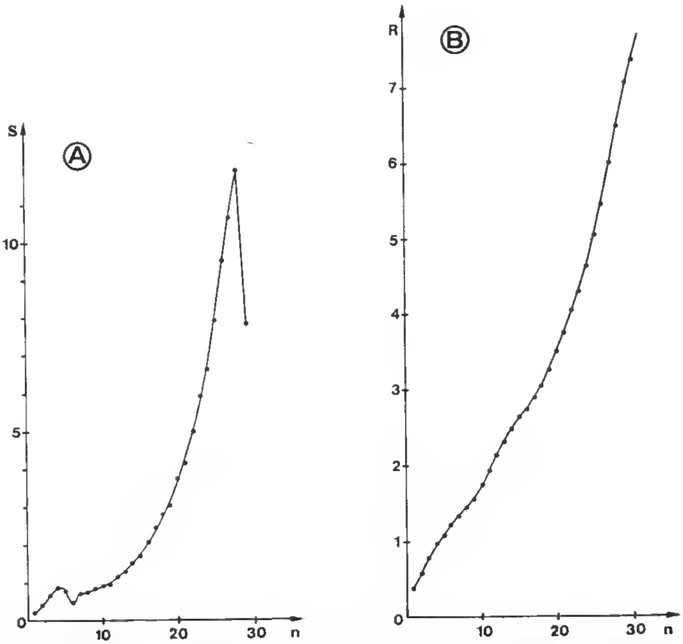


FIG. 22. — *Nautilus macromphalus.* A, Variations de la surface des loges en fonction du nombre de cloisons (S-n). B, Variations du rayon en fonction du nombre de cloisons (R-n).

Le rayon croît rapidement, comme le montrent les taux d'allométrie (a) élevés, et assez régulièrement. Le coefficient de corrélation (r) du premier stade défini ne diffère pas significativement de 0.

4. **Forme des loges**

a — *Hauteur du tour — Largeur des loges : h — l* (fig. 24B-25A)

Hauteur et largeur des six premières loges sont très voisines, mais à partir de la 7e, la hauteur devient plus grande que la largeur et ces proportions persisteront jusqu'à la dernière chambre.

Le diamètre de cet individu est voisin de celui de la plupart des nautiles de cette espèce que l'on peut récolter sur les plages, et il est fort probable que la ponte est suivie de la mort de l'animal ; toutefois on connaît de nombreux individus de taille supérieure, et il semble que si cette phase de croissance reste critique, elle n'est cependant pas obligatoirement fatale (tabl. XVII).

b — *Surface des loges en section longitudinale médiane : $S = l \times h$* (fig. 22A-23 ; tabl. XVIII)

La courbe représentant la surface des loges en fonction du nombre de cloisons montre les mêmes accidents que la courbe largeur des loges — nombre de septes, soit une réduc-

TABLEAU XVII. — Caractéristiques de l'équation de croissance de *Nautilus macromphalus*.

a	b	r	Sd	Da	nb chb	1/2t
14,39	6,14	0,81	37,17	65,65	1 - 6	2
8,94	4,08	0,73	27,73	30,9	7 - 12	3
30,95	-282,03	0,77	87,86	44,2	13 - 18	4
141,4	-2778,73	0,67	745,9	108	19 - 28	5
x	x	x	x	x	29 - x	x

TABLEAU XVIII. — Caractéristiques de l'équation de croissance de *Nautilus macromphalus*.

a	b	r	Sd	Da	nb chb	1/2t
1,19	19,17	0,81	36,73	34,6	1 - 5	2
1,51	4,23	0,73	43,06	16,6	6 - 28	5
x	x	x	x	x	29 - x	x

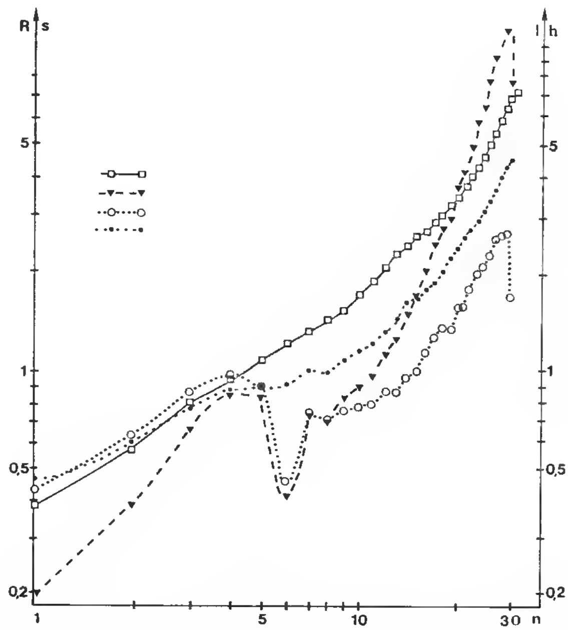


FIG. 23. — *Nautilus macromphalus*. Variations des dimensions en fonction du nombre de cloisons (n) en coordonnées logarithmiques.
Largeur des loges = l ; hauteur du tour = h ; rayon = R ; surface des loges = S.

tion notable de la surface aux 7e et 30e loges. Entre ces deux chambres, la croissance est assez régulière et la courbe montre une allure exponentielle en coordonnées arithmétiques. Toutefois les coordonnées logarithmiques révèlent l'existence de plusieurs phases successives. Les taux d'allométrie sont élevés et ne croissent pas régulièrement. Seuls les premier et quatrième stades sont caractérisés par un coefficient de corrélation (r) qui diffère significativement de 0 (avec un coefficient de sécurité de 95 %). Les coefficients de dispersion (Da et Sd) sont élevés.

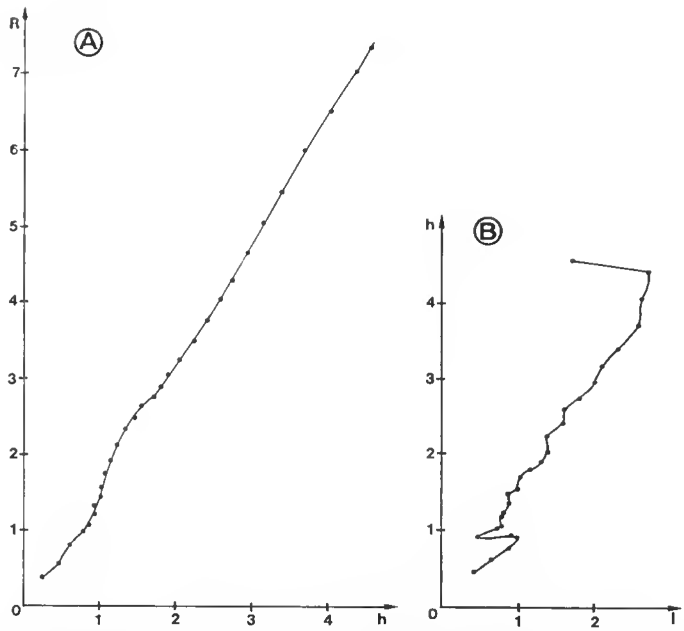


FIG. 24. — *Nautilus macromphalus.* A, Variations du rayon en fonction de la hauteur du tour (R-h). B, Variations de la hauteur du tour en fonction de la largeur des loges (h-l).

5. **Rayon — hauteur des loges : R — h** (fig. 24A-25B)

Irrégulière à l'origine, la courbe devient linéaire à partir de la 13e cloison environ, en coordonnées arithmétiques. Les taux d'allométrie (a) que l'on peut calculer diffèrent très peu et sont peu élevés. La régularité de la spirale est nettement perceptible sur cette courbe et ne fait qu'augmenter au cours du développement, lorsque les phases les plus critiques ont été franchies (tabl. XIX).

6. **Angle spiral : a**

L'angle spiral a été calculé d'après les rapports des hauteurs successives du tour à des intervalles d'un demi-tour.

TABLEAU XIX. — Caractéristiques de l'équation de croissance de *Nautilus macromphalus*.

a	b	r	Sd	Da	nb chb	1/2t
1,68	-43,83	0,76	57,20	50,5	1 - 6	2
2,29	-91,68	0,79	47,47	23,3	7 - 12	3
1,16	66,99	0,71	78,55	26,1	13 - 19	4
1,58	-67,20	0,74	305,59	50,3	20 - 29	5

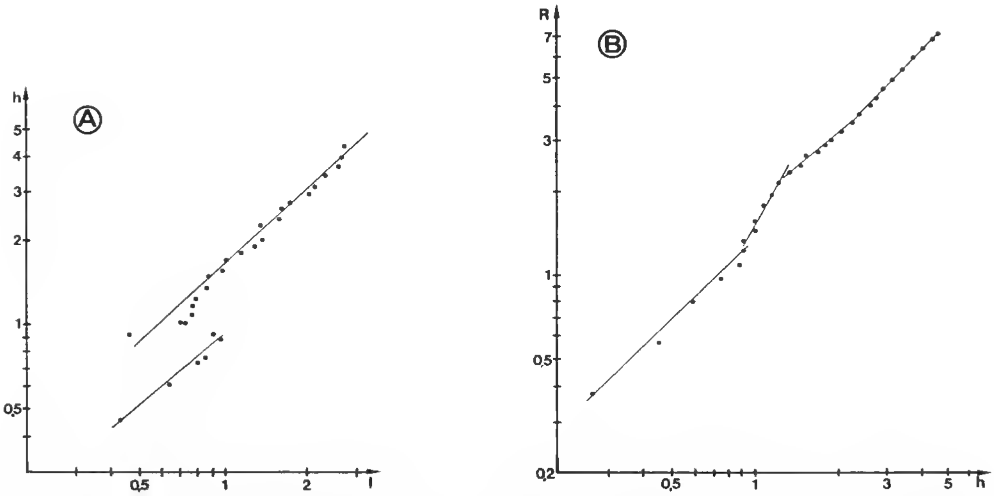


FIG. 25. — *Nautilus macromphalus*. A, Variations de la hauteur du tour en fonction de la largeur des loges (h-l) en coordonnées logarithmiques. B, Variations du rayon en fonction de la hauteur du tour (R-h) en coordonnées logarithmiques.

L'angle a apparaît régulièrement décroissant quand le diamètre augmente, les trois derniers points de la courbe étant pratiquement alignés. Nous observons un phénomène identique sur la courbe établie à partir des hauteurs du tour en fonction du diamètre. La spirale tend à devenir de plus en plus parfaite au cours du développement.

7. **Conclusion**

La coquille, de taille moyenne, montre un resserrement des cloisons au niveau de la 30e loge, ce qui montre que l'animal atteignait sa maturité sexuelle, fait confirmé par l'épaississement de la dernière cloison.

La hauteur du tour croît moins régulièrement que le rayon, mais plus que la largeur des loges.

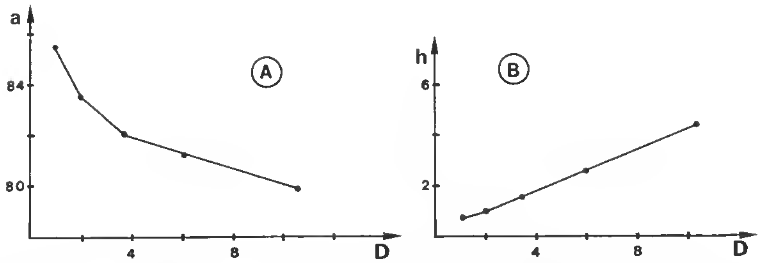


FIG. 26. — *Nautilus macromphalus.* A, Variations de l'angle spiral en fonction du diamètre (a-D). B, Variations de la hauteur du tour en fonction du diamètre (h-D).

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

L'une des caractéristiques communes aux courbes de croissance des quatre spécimens étudiés est l'irrégularité de la courbe largeur des loges-nombre de cloisons. Les erreurs de mesure ne peuvent être seules responsables de ce fait, les autres courbes étant dépourvues de ces écarts. En outre deux de ces individus étant actuels, une simple influence de la diagenèse est à exclure. Il semble que ce phénomène soit dû à la croissance elle-même.

La sécrétion de la paroi externe est un acte continu par rapport à la formation des septes : d'autre part il est essentiel que l'animal agrandisse sa coquille, la création de nouvelles chambres étant assujettie à la longueur de la chambre d'habitation. Or un organisme en croissance a de grands besoins énergétiques, en quantité et en qualité. En cas d'insuffisance alimentaire (carences qualitatives), la croissance s'arrête. Il est probable que chez les Céphalopodes, l'arrêt ou le ralentissement du développement agit en priorité sur la formation de nouvelles cloisons, avant d'intervenir sur la sécrétion du test. Une autre hypothèse serait que les arrêts de croissance de la paroi externe ne puissent être discernés extérieurement ; mais nous avons de trop nombreux exemples de bourrelets dans les stries d'accroissement des Mollusques, qui correspondent à des interruptions, pour que nous puissions envisager cette possibilité.

Ces irrégularités n'existent pas dans la courbe hauteur du tour-nombre de cloisons. On peut alors considérer que cette courbe traduit essentiellement l'allure générale de la croissance de l'animal, tandis que la courbe largeur des loges-nombre de cloisons montre les petits accidents de développement (outre les resserrements des cloisons qui indiquent des phases importantes).

Quant aux discontinuités des courbes, nous savons que généralement elles révèlent des changements métaboliques importants, mais leur interprétation précise reste délicate. Chez les Céphalopodes, les arrêts de croissance de la coquille sont généralement attribués à des périodes de développement intense des parties molles.

Nous pouvons établir quelques comparaisons entre les résultats obtenus à partir de ces quelques spécimens.

Les vitesses de croissance (a) sont très variables d'un individu à l'autre ; ainsi pour la largeur des loges (l), le coefficient a atteint 0,30 comme valeur maximale chez *B. beudanti*, 0,136 chez *D. latidorsatum*, alors qu'il est supérieur à 1 pour tous les stades du nautile

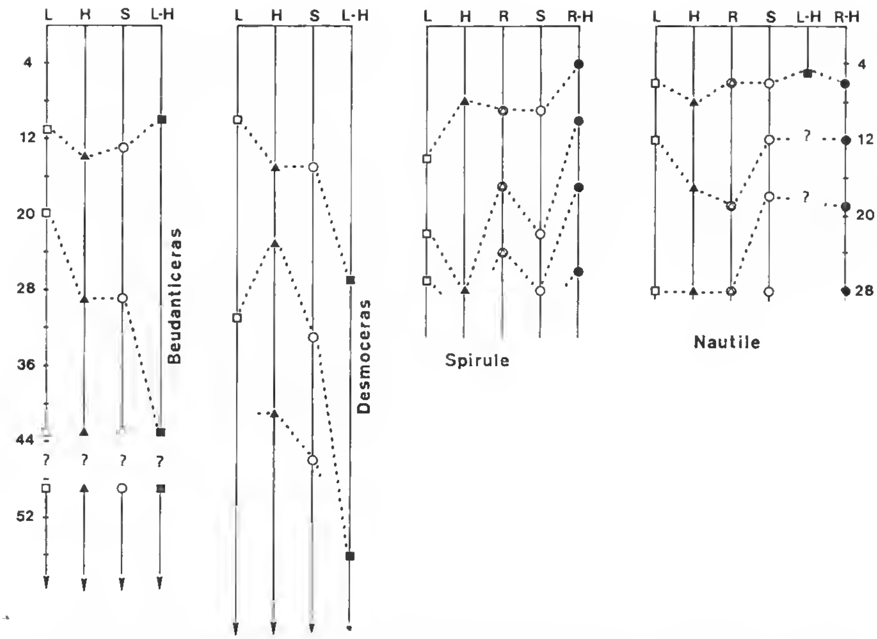


FIG. 27. — Comparaison des limites des stades de croissance chez les spécimens étudiés. En abcisse = dimensions : L = largeur des loges ; H = hauteur du tour ; S = surface des loges ; R = rayon ; en ordonnée = nombre de cloisons du spécimen.

Les figures ont été exécutées par Hélène TODOROVITCH.

(12,96) et de la spirule (15,59). A la différence de taille initiale des protoconques de ces espèces, on peut ajouter les différences de vitesse de croissance. Il en est de même pour la hauteur des loges (h) : le taux d'allométrie est inférieur à 1 pour les deux ammonites (a = 0,419 pour *B. beudanti* et 0,209 pour *D. latidorsatum* — allométrie minorante), alors qu'il atteint 10,54 pour la spirule et 23,30 pour le nautile (allométrie majorante). Notons que si nautile et spirule possèdent des dimensions adultes bien différentes, ils ont en commun un nombre de tours et de loges peu élevé par rapport aux deux ammonites.

Un seul spécimen de chaque espèce ayant été étudié, on ne peut considérer les stades de croissance comme des caractères spécifiques, les variations individuelles devant être prises en considération. La difficulté majeure d'une analyse de ce type sur du matériel fossile est la réunion de spécimens d'une même espèce en bon état de conservation interne. Mais les coquilles actuelles sont plus accessibles ; d'autre part le nombre de générations accumulées dans un gîte est moins élevé que pour un gisement fossilifère, et l'échantillon recueilli est probablement plus proche de la population initiale. Le nombre important de spirules recueillies permet d'envisager une étude simultanée de la croissance individuelle et d'après un échantillon ; les influences respectives des deux méthodes d'étude pourront ainsi être comparées et les interprétations moins incertaines.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Blake, J. F., 1878. — On the measurement of the curves formed by Cephalopods and other Mollusks. *Phil. Mag.*, London, Ser. 5, **6** : 241-263.

Burnaby, T. P., 1966. — Allometric growth of ammonoid shell : a generalization of the logarithmic spiral. *Nature*, London, **209** : 904-906.

Currie, E. D., 1942. — Growth stages in the ammonite *Promicroceras marstonense*. *Proc. R. Soc. Edinb.*, **61**, sect. B : 344-367.

— 1943. — Growth stages in some species of *Promicroceras*. *Geol. Mag.*, London, **80** : 15-22.

— 1944. — Growth stages in some Jurassic ammonites. *Trans. R. Soc. Edinb.*, **61**, sect. B : 171-198.

Dauphin, Y., 1975. — Anatomie de la protoconque et des tours initiaux de *Beudanticeras beudanti* (Brongniart) et *Desmoceras latidorsatum* (Michelin), (Desmoceratidae, Ammonitina) — Albien de Gourdon (Alpes-Maritimes). *Annls Paléont.* (Invertébrés), Paris, **61** (1) : 3-16.

Gould, S. J., 1968. — Ontogeny and the explanation of form : an allometric analysis. *Jour. Paleont.*, **42**, supp. to nº 5, pt II of II : 81-93.

Grassé, P. P., *et al.*, 1966. — Biologie générale. Masson éd. Paris, 998 p.

Hayami, I., & A. Matsukuma, 1970. — Variation of bivariate characters from the standpoint of allometry. *Palaeontology*, London, **13** : 588-605.

Huxley, J. S., 1932. — Problems of relative growth. MacVeagh. London, 276 p.

Imbrie, J., 1956. — Biometrical methods in the study of invertebrate fossils. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, New York, **108** : 215-252.

Kant, R., & J. Kullmann, 1973. — « Knickpunkte » im allometrischen Wachstum von Cephalopoden-Gehaüsen. *Neues Jb. Geol. Paläont. Abh.*, Stuttgart, **142** : 97-114.

Kullmann, J., & J. Scheuch, 1970. — Wachstums-Änderungen in der Ontogenese paläozoischer Ammonoideen. *Lethaia*, Oslo, **3** : 397-412.

Kullmann, J., & J. Scheuch, 1972. — Absolutes und relatives Wachstum bei Ammonoideen. *Lethaia*, Oslo, **5** : 129-146.

Mangold-Wirz, K., 1963. — Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la mer Catalane. *Vie Milieu*, Paris, supp. 13, 285 p.

Moseley, H., 1838. — On the geometrical forms of turbinated and discoid shells. *Phil. Trans. R. Soc.*, London, Ser. B : 351-370.

Mutvei, H., 1964. — On the shells of *Nautilus* and *Spirula* with notes on the shell secretion in non-cephalopod molluscs. *Ark. Zool.*, Stockholm, **16** (14) : 221-278.

Obata, I., 1965. — Allometry of *Reesidites minimus*, a cretaceous ammonite species. *Trans. Proc. palaeont. Soc. Japan*, Tokyo, NS, **58** : 39-63.

Raup, D. M., 1967. — Geometric analysis of shell coiling : coiling in ammonoids. *J. Paleont.*, Tulsa, **41** : 43-65.

Sholl, D. A., 1950. — The theory of differential growth analysis. *Proc. R. Soc.*, London, Ser. B, **137** : 470-474.

Sornay, J., 1959. — Revue de quelques travaux de O. H. Schindewolf sur l'ontogenèse suturale (Ammonoïdes). *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, 7ᵉ sér., **1** (7) : 738-744.

Teissier, G., 1948. — La relation d'allométrie. Sa signification statistique et biologique. *Biometrics*, Washington, **4** : 14-53.

Thompson d'A. W., 1963. — On growth and form. 2e éd. 1116 p. Cambridge Univ. Press, Cambridge.

Westoll, C. B., 1950. — Aspects of growth studies in fossil. *Proc. R. Soc.*, London, Ser. B, **137** : 490-509.

Manuscrit déposé le 1er février 1977.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3e sér., nº 511, janv.-févr. 1978,
Sciences de la Terre 68 : 37-54.

Le Néogène des environs d'Aguilas (provinces de Murcia et d'Alméria) Cordillères bétiques, Espagne

par Christian Montenat, Patrick de Reneville et Germaine Bizon *

Résumé. — L'étude des formations néogènes de la région d'Aguilas (Cordillères bétiques orientales) a permis de mettre en évidence les événements paléogéographiques et géodynamiques suivants : importance de la transgression langhienne ; caractère dynamique de la sédimentation au Langhien et au Serravallien (glissements de méga-blocs, turbidites) ; activité volcanique calco-alcaline d'âge serravallien ; déformations importantes lors de la phase post-Serravallien ; émersion générale au Miocène supérieur (paléorelief des Sierras côtières) ; effondrements et transgression marine au Pliocène.

Les déformations en compression quaternaires apparaissent très discrètes dans le secteur d'Aguilas, comparées à celles de régions proches (Alicante-Murcia au nord ; Carboneras au sud).

Introduction

Située dans la partie orientale de la zone bétique interne, la région d'Aguilas a pour cadre structural les unités allochtones Alpujarrides des Sierras Almagrera et del Cantar, auxquelles s'ajoutent les formations mésozoïques du Cabo Cope, généralement attribuées aux Malaguides. On s'accorde maintenant à penser que la mise en place de ces différentes unités était achevée avant le Miocène inférieur. Les dépôts néogènes peuvent donc être considérés comme « post-nappe » dans toute cette partie de la chaîne.

Bien que présentant un certain nombre de caractères originaux, le Néogène d'Aguilas est resté mal connu jusqu'à une date récente. Les terrains miocènes y sont d'ailleurs encore ignorés des dernières cartes géologiques espagnoles (carte géologique de synthèse Murcia, nº 79, 1/200 000e, 1972). Après les premières observations de Gignoux et Fallot (1927), les études de Fernex *et al.* (1967), Fernex (1968), et Montenat (1973) ont attiré l'attention sur les séries néogènes de ce secteur. Une nouvelle étude de ces terrains, appuyée sur une cartographie détaillée permet d'apporter aujourd'hui d'utiles précisions sur l'évolution récente de cette partie des Cordillères bétiques.

* C. Montenat, *Laboratoire de Géologie méditerranéenne associé au CNRS, IGAL, 21, rue d'Assas, 75270 Paris Cedex 06.*
P. de Reneville et G. Bizon, *BEICIP, 366, avenue Napoléon Bonaparte, 92052 Rueil Malmaison.*

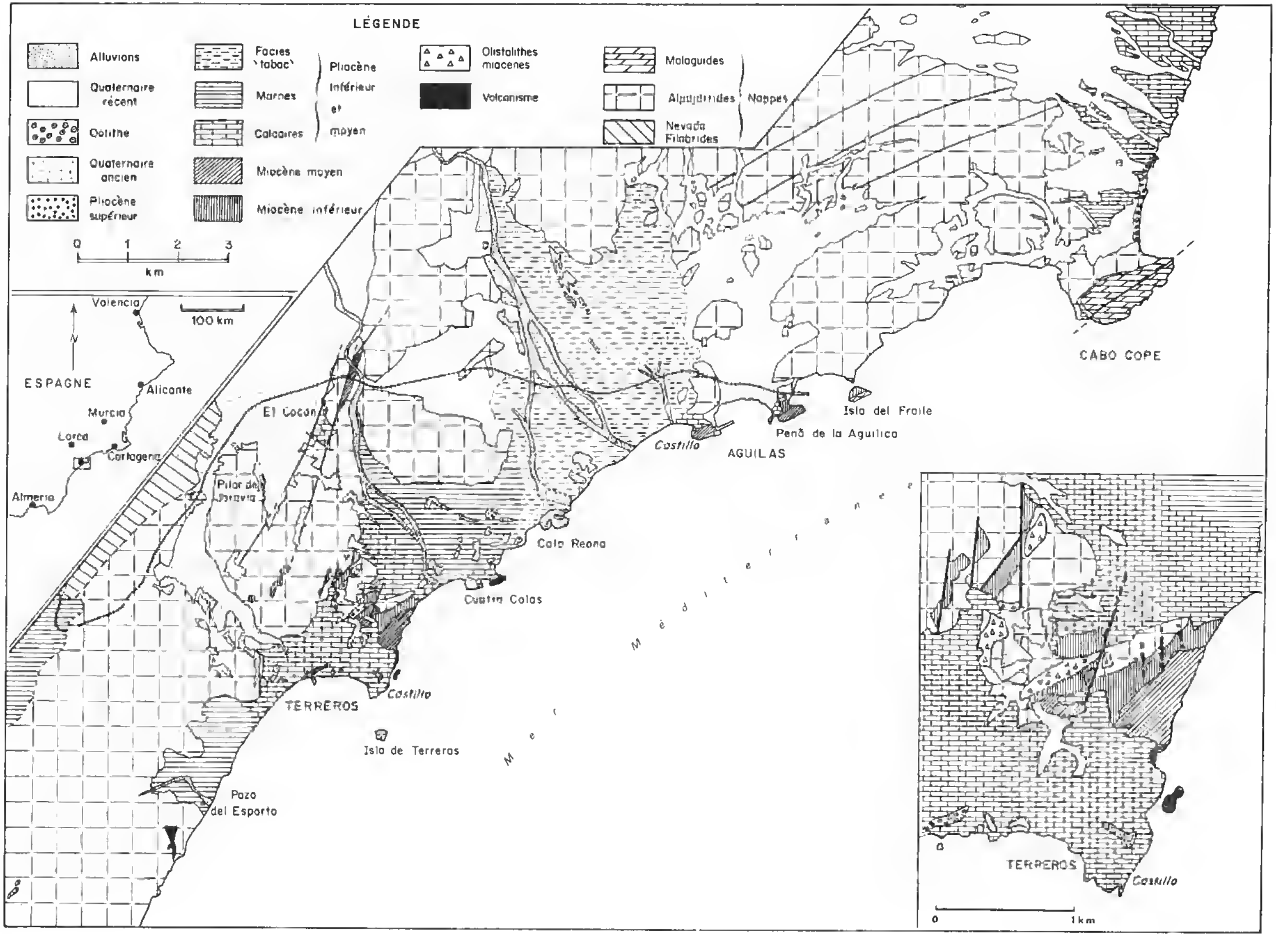


FIG. 1. — Carte géologique des formations néogènes et quaternaires des environs d'Aguilas.

ANALYSE STRATIGRAPHIQUE

Les terrains pliocènes occupent la plus grande partie des affleurements répartis actuellement en deux dépressions, aux environs d'Aguilas d'une part, au nord de Cabo Cope d'autre part. Les formations miocènes ne sont connues que par des affleurements d'extension modeste, dans la rade d'Aguilas (Castillo d'Aguilas, Peña Aguilica et Isla del Fraile) et au nord de la pointe du Castillo de Terreros (fig. 1 et 2).

I. Le Miocène inférieur et moyen

1. **Le Miocène de la région de Terreros**

C'est dans ce secteur, près de la limite des provinces d'Almeria et de Murcia, que se rencontre la succession stratigraphique la plus complète (Montenat, 1973).

a — *Coupe des falaises de Terreros* (fig. 3)

— Le Miocène inférieur (Langhien inférieur et moyen)

Un premier ensemble, affleurant de part et d'autre de la route Aguilas-Vera (Km 6), repose en discordance sur le substratum bétique (schistes et quartzites). Il comporte à la base des brèches à éléments de dolomie, dont on reparlera plus loin, associées à des grès calcaires jaunâtres à Operculines. Au-dessus se développe une série de marnes vert pâle alternant avec des grès roux à pistes et terriers d'organismes fouisseurs et des lits conglomératiques, surtout fréquents dans la partie supérieure. Cet ensemble puissant, d'au moins cent soixante-dix mètres, renferme une riche microfaune planctonique du Langhien inférieur et moyen (biozones à *G. bisphaericus* et à *Praeorbulina glomerosa*).

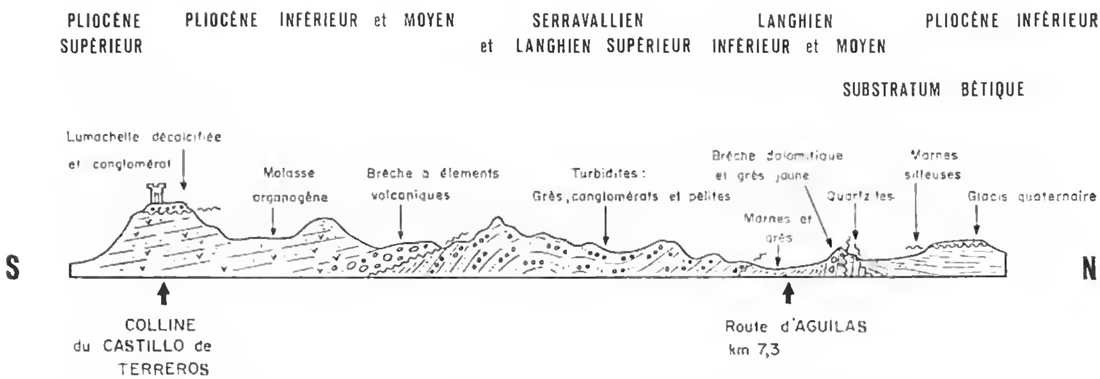


Fig. 2. — Coupe schématique des terrains néogènes au sud d'Aguilas. Les brèches volcaniques, abondantes à la base du Pliocène, existent déjà dans les marnes serravalliennes.

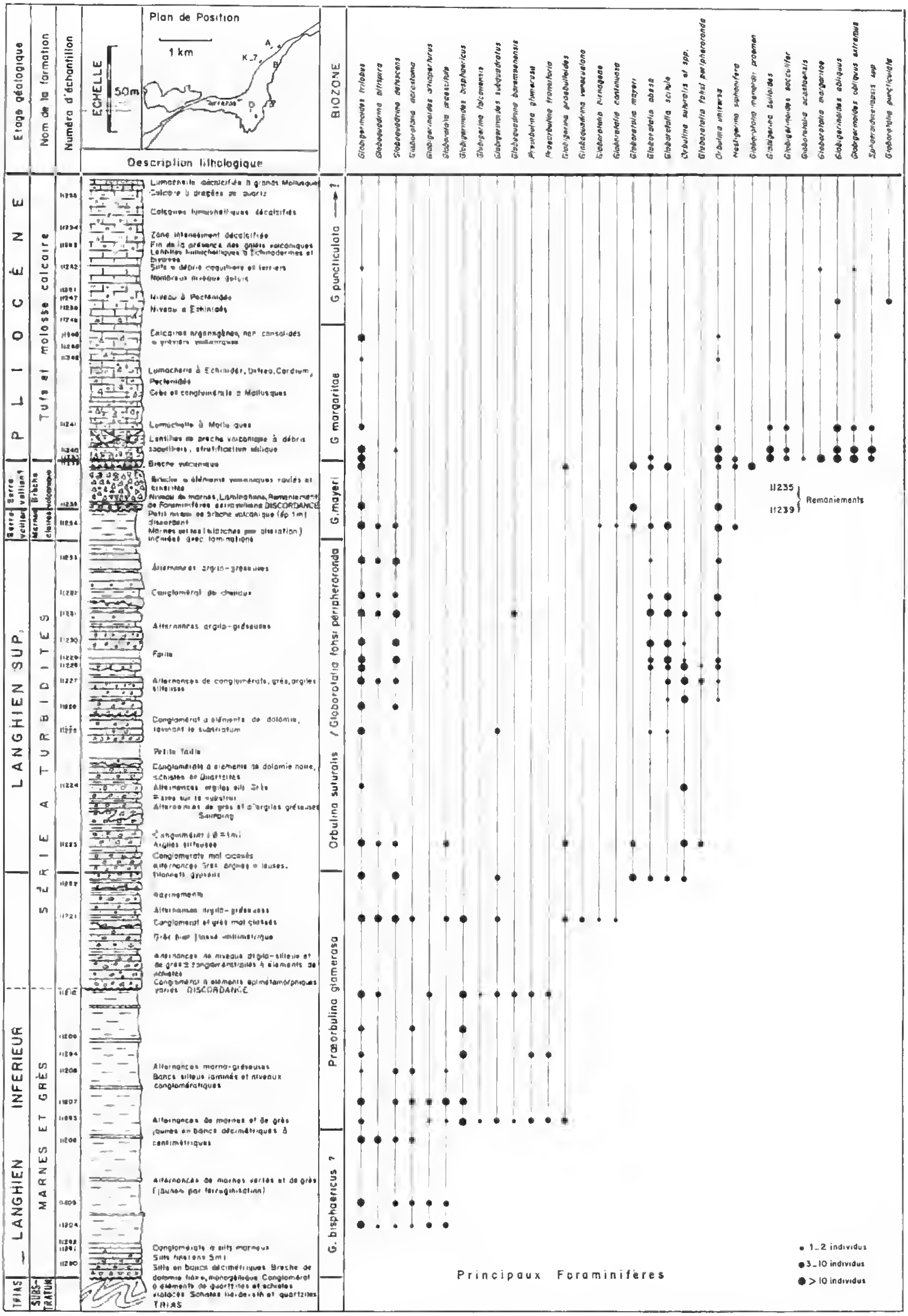


Fig. 3. — Coupe de Los Terreros. Répartition des principaux Foraminifères planctoniques.

Les brèches dolomitiques existant à la base de la série montrent une grande variété dimensionnelle, passant d'éléments centimétriques ou décimétriques, noyés dans le sédiment marin, à de véritables olistolithes hectométriques de dolomie bréchique, « flottant » sur le substratum schisteux. Cette brèche sub-monogénique montre cependant de rares galets et divers débris (bioclastes, etc.) qui témoignent de sa sédimentation en milieu marin. Localement, des copeaux de schistes violacés alpujarrides ont été entraînés avec les masses dolomitiques et se trouvent emballés dans les marnes langhiennes.

— Le Miocène moyen (Langhien supérieur et Serravallien)

Une série turbiditique grossière, épaisse d'environ trois cents mètres surmonte, avec une faible discordance, les marnes langhiennes sous-jacentes.

Elle est bien exposée dans les falaises du littoral au nord du Castillo de Terreros. L'importance des apports bréchiques mal classés, tronquant parfois les séquences turbiditiques, alliée au faible développement général des interbancs marneux, semble correspondre à un type de turbidites proximales, assez proches de leur source d'alimentation. Les matériaux détritiques sont empruntés principalement aux phyllades alpujarrides mais comportent aussi des blocs originaires des unités malaguides. Enfin, la fréquence des déformations synsédimentaires (« slump ») accentue le caractère dynamique du dépôt. La série turbiditique est datée du Langhien supérieur (*Orbulina suturalis* — *Globorotalia peripheroronda*, etc.)

Enfin, les marnes situées au sommet de cet ensemble ont livré une association de formes planctoniques avec : *G. mayeri*, *H. siphonifera*, *G. scitula*, *G. altispira*, *Orbulina universa*, etc., indiquant le Serravallien (biozone à *G. mayeri*).

Le Pliocène inférieur repose en discordance angulaire accusée sur différents termes du Miocène inférieur et moyen.

b — *Le Miocène des mines de Terreros*

Dans le secteur des anciennes mines de Terreros, les marnes à intercalations gréseuses du Langhien inférieur (zone à *G. bisphaericus*), comportent à leur base les brèches à éléments dolomitiques et des conglomérats gréseux. Elles sont intensément déformées et sont affectées par des accidents minéralisés (plomb ?), de direction N et N 40° E.

Des masses de gypse probablement triasique, ainsi que des calcaires détritiques à Lépidocyclines, emballés dans des marnes roses ou vertes se trouvent probablement resédimentés à l'état d'olistolithes dans les marnes langhiennes. Toutefois, l'intense tectonisation de l'ensemble ne permet pas de préciser leurs relations mutuelles. Le Pliocène inférieur recouvre indistinctement le Miocène et son substratum, et fossilise les accidents.

c — *Le Miocène moyen d'El Cocon*

Au nord du hameau d'El Cocon, une bande étroite de terrains miocènes se trouve impliquée dans un écaillage déterminé par des accidents sub-méridiens (faille inverse N 10° E) du substratum (phyllades alpujarrides). Il s'agit d'une alternance de brèches à éléments dolomitiques, sub-monogénique, à matrice silteuse peu abondante, et de marnes silteuses jaunes plus ou moins gréseuses, dont l'épaisseur visible n'excède pas une trentaine de mètres. La microfaune comportant notamment *G. mayeri*, *G. peripheroronda*, *G. obesa*,

Orbulina suturalis, indique le Langhien supérieur (proche de la limite inférieure du Serravallien, d'après l'état d'évolution de *G. peripheroronda*).

2. **Le Miocène de la rade d'Aguilas** (fig. 4)

La pointe de Peña Aguilica qui ferme au nord-est la rade d'Aguilas offre une autre coupe intéressante du Miocène de cette région. Elle sera complétée par des observations effectuées latéralement à la Isla de Fraile au nord-est, et dans la colline du Castillo d'Aguilas au sud-ouest.

Un conglomérat à blocs de schistes et de dolomie, épais de quelques mètres et visibles seulement à la Isla de Fraile, marque le contact du Miocène avec le substratum alpujarride.

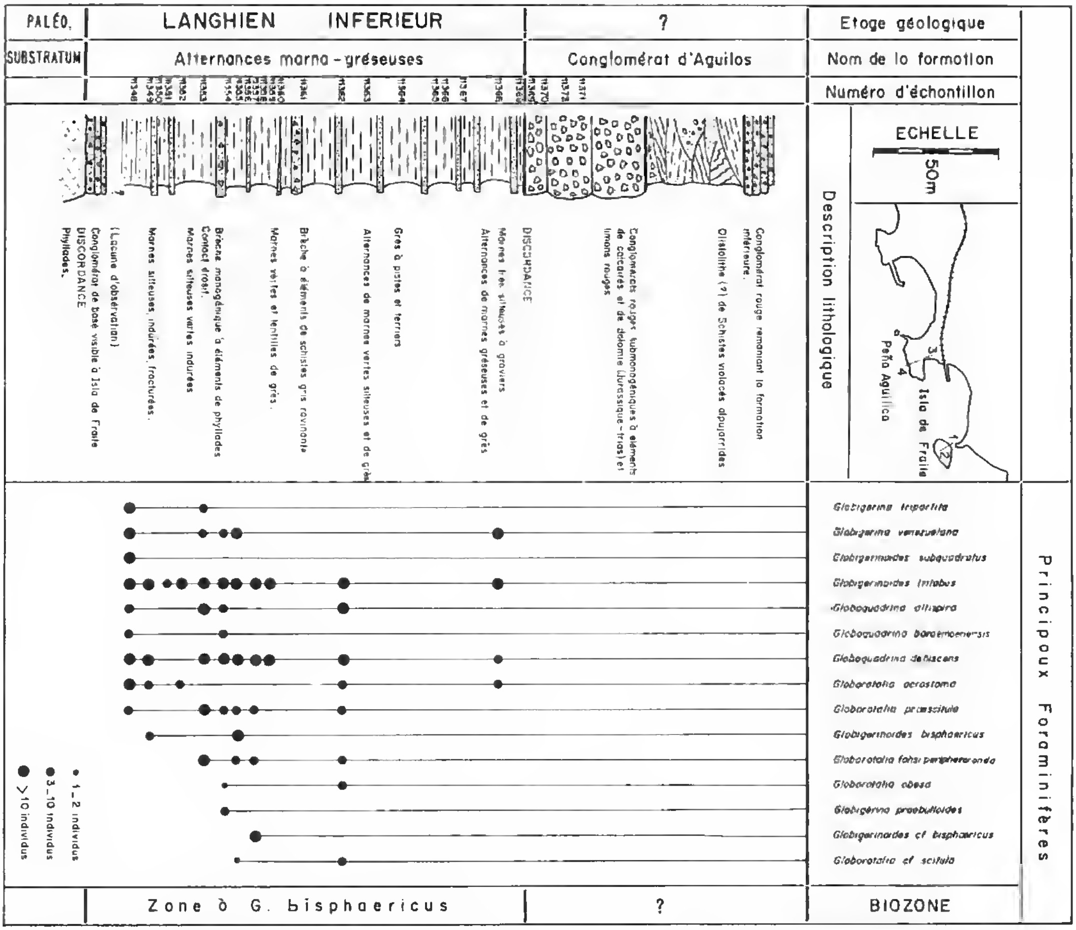


Fig. 4. — Coupe de la Rade d'Aguilas. Répartition des principaux Foraminifères planctoniques.

Au-dessus se développe une série de marnes silteuses gris-vert à intercalations gréseuses, bien visible au nord de Peña Aguilica (env. 170 m). La microfaune planctonique très abondante mais dépourvue d'Orbulines (*G. trilobus, G. bisphaericus*, etc.) indique le Langhien inférieur.

Ces marnes sont en contact avec des conglomérats subverticaux, extrêmement indurés à éléments carbonatés variés, sertis dans une matrice silteuse rougeâtre (« conglomérat d'Aguilas » — 100 m). Les conglomérats paraissent supporter un ensemble très chaotique constitué de paquets de schistes violacés et de dolomies grises, emballés à la manière d'olistolithes dans des marnes gypsifères rougeâtres.

Au Castillo d'Aguilas, le même conglomérat semble reposer normalement en discordance, sur les schistes alpujarrides, les marnes langhiennes ayant alors totalement disparu.

L'âge de cet ensemble, « conglomérat d'Aguilas » et marnes à olistolithes, demeure incertain. Il est d'ailleurs impossible de leur trouver des termes de comparaison dans les régions avoisinantes. La superposition apparente des conglomérats aux marnes à *G. bisphaericus* leur conférerait un âge post-langhien inférieur. Toutefois, il n'est pas totalement exclu que le contact entre ces deux formations soit de nature tectonique.

II. Le Pliocène

Les terrains pliocènes affleurent largement dans la région d'Aguilas. Ils se présentent sous trois faciès principaux, passant latéralement de l'un à l'autre en fonction de la configuration paléogéographique : dépôts carbonatés organogènes de haut fond ; marnes silteuses à *Amussium* plus profondes ; marnes sablo-micacées régulièrement laminées correspondant à un dépôt de fond de golfe abrité (« faciès tabac »).

1. **Le Pliocène organo-détritique de los Terreros** (fig. 3)

Au nord du Castillo de Terreros, le Pliocène inférieur repose en discordance angulaire sur le Miocène moyen précédemment décrit (fig. 2).

a — *Le Pliocène I (inférieur et moyen)*

Il débute par une brèche remaniant des éléments volcaniques généralement peu émoussés, originaire des îlots volcaniques existant au large des falaises de Terreros. Latéralement et vers le haut, les brèches à éléments volcaniques passent à une série calcaréo-organogène très fossilifère. Les fragments de roches volcaniques dispersés dans le sédiment ($\leq$ 100 m) demeurent fréquents.

Il existe dans la partie inférieure de cet ensemble des passées plus marneuses et glauconieuses qui ont livré une riche microfaune planctonique du Pliocène inférieur (Tabianien) : *Globorotalia margaritae, G. acostensis, Sphaeroidinellopsis* sp., *Globigerinoides obliquus extremus, G. elongatus,* etc. La macrofaune est riche en *Pycnodonta cochlear* (Poli), Pectinidés, Échinides, etc.

Le reste de la série, plus calcareux, est constitué de débris d'organismes triturés (Mélo-

bésiées, Mollusques, Bryozoaires, Balanes, etc.). L'existence de quelques récurrences plus fines à Foraminifères a permis de mettre en évidence le Pliocène moyen (*G. puncticulata*). La macrofaune est parfois très abondante, notamment au gisement de Cuatro Calas, au nord-nord-est de Terreros (Pectinidés, Échinides, Brachiopodes, Bryozoaires, etc.).

Microfaune et macrofaune ne laissent aucun doute quant à l'âge pliocène de ces niveaux dont l'attribution au Miocène supérieur par certains auteurs peut surprendre (Fernex, Magné et Mongin, 1967).

b — *Le Pliocène II (moyen-supérieur)*

La colline de Terreros est couronnée par une formation qui s'individualise nettement des molasses sous-jacentes. Il s'agit de calcaires gréseux à graviers renfermant des lumachelles décalcifiées à moules de grands Mollusques : *Strombus coronatus* Defr., *Glicymeris bimaculata* (Poli), et *Flabellipecten alessii* Phil.

Le contact avec les couches subordonnées est souligné par un ravinement et un conglomérat à galets bien roulés. De par leur position, leur faciès et le cachet de la faune, ces niveaux se comparent aisément au Pliocène II ou au Pliocène moyen-supérieur de la région d'Alicante qui est discordant et transgressif sur les termes pliocènes plus anciens (Brebion, Demarcq, Lauriat et Montenat, 1971).

Il existe, dans la région d'Aguilas, quelques autres témoins, de faible extension, du même horizon pliocène supérieur, notamment au nord-ouest de Cala Reona.

2. Le Pliocène de Cabeso Pinoso

Gignoux et Fallot (*op. cit.*) ont déjà signalé la présence de ce curieux affleurement pliocène isolé dans les sierras alpujarrides, séparant les bassins d'Aguilas et de Vera (lieu-dit Cabezo Piñoso, cote 240 m).

Les dépôts n'excèdent pas vingt-cinq mètres d'épaisseur. Ils comportent des marnes silteuses à *Globorotalia margaritae* (Pliocène inférieur) surmontées de calcaires bio-détritiques très fossilifères à Pectinidés, et de conglomérats.

Ce témoin de faible extension, porté maintenant à plus de deux cents mètres d'altitude à la suite de mouvements récents, montre que le seuil séparant actuellement les affleurements pliocènes de Vera et d'Aguilas fut submergé dès le Pliocène inférieur, assurant ainsi des communications entre les deux bassins.

3. Le Pliocène marno-silteux à *Amussium*

En s'éloignant des paléoreliefs qui accidentaient le bassin pliocène dans le secteur de Terreros, la sédimentation organo-détritique cède la place, du moins partiellement, à des dépôts plus fins, marno-silteux et glauconieux à *Amussium*. Ceux-ci ne sont bien développés que dans la moitié inférieure de la série, les termes plus élevés restant organodétritiques (nord de Cuatro Calas, El Cocon).

Les microfaunes planctoniques abondantes ont permis de mettre en évidence le Plio-

cène inférieur et moyen (biozones à *G. margaritae* et *G. puncticulata*). La biozone à *G. crassaformis* qui n'a pas été caractérisée correspond peut-être aux calcarénites sus-jacentes dépourvues de microfaunes identifiables.

4. Les faciès sablo-micacés à laminites. Les marnes « tabac »

Dans toute la partie nord-est de la dépression d'Aguilas, les dépôts pliocènes sont constitués de marnes sablo-micacées de teinte brune ou verdâtre (faciès « tabac »), à stratification oblique ou plus fréquemment finement laminées. La microfaune se raréfie et ne compte plus guère que des espèces benthiques et des Ostracodes. Les niveaux à *Cardium* sont également fréquents. Tous ces caractères alliés à la lamination du sédiment évoquent un dépôt de fond de golfe abrité dans lequel les circulations ralenties entraînent une certaine stagnation des eaux.

5. Le Pliocène du Cabo Cope

Au nord du Cabo Cope (nord-est d'Aguilas) s'étend une dépression littorale couverte en grande partie par des dépôts de glacis quaternaires, sous lesquels apparaissent de façon discontinue des terrains pliocènes. Les affleurements fossilifères (molasses à *Ditrupa* ou à moules de Mollusques) sont attribuables au Pliocène moyen (biozone à *G. puncticulata*).

Les termes plus anciens traversés en forage comportent environ deux cents mètres de marnes sablo-micacées gris-bleu à microfaune littorale (Pliocène inférieur). Il n'a pas été rencontré de dépôts attribuables au Miocène. De même, le Pliocène supérieur n'a pas été reconnu dans ce secteur.

III. Le Néogène de Jaravia

Quelques témoins miocènes sub-tabulaires de dimension réduite, existant au sud-est du village de Pilar de Jaravia, méritent une mention particulière. Trois groupes d'affleurements s'échelonnent d'est en ouest entre l'ancienne mine de Terreros et la route menant à Pilar de Jaravia. Le plus oriental montre un faciès calcaréo-détritique très comparable à celui existant habituellement dans les niveaux de base du Langhien inférieur. Les deux autres affleurements situés plus à l'ouest, mais se raccordant aisément au précédent, montrent un faciès plus organogène consistant, pour le plus occidental, en un calcaire biodétritique à Bryozoaires et Mélobésiées encroûtantes. Il est possible que ces couches représentent un équivalent latéral néritique des marnes langhiennes, déposées sur un haut fond du substratum. Toutefois, en l'absence d'arguments paléontologiques, un âge pliocène est tout aussi plausible.

IV. Le volcanisme néogène

Il existe en bordure du littoral actuel plusieurs affleurements de volcanisme récent dont les relations avec les formations néogènes ne sont pas encore totalement élucidées.

1. Les projections volcaniques de Cuatro Calas

A la pointe est de l'anse de Cuatro Calas, les falaises montrent une alternance de brèches, de projections andésitiques et de cinérites claires comportant des paquets de marnes cuites. L'ensemble présente un pendage sud-est qui est lié, du moins en partie, à la mise en place de projections.

Les matériaux volcaniques constituent le paléorelief contre lequel le Pliocène (sommet de Tabianien à *G. margaritae* et *G. puncticulata*) est venu s'appuyer en dessinant de grandes stratifications obliques. L'existence d'un horizon d'argile de décomposition au contact laisse penser que le volcanisme était déjà notablement altéré lors du dépôt du Pliocène : son âge serait donc anté-Pliocène.

2. Les andésites de Terreros

Il existe au pied de la falaise de Castillo de Terreros, un îlot d'andésite prismée à grandes amphiboles. Ce corps volcanique formait également un paléorelief au Pliocène inférieur et jusqu'au début du Pliocène moyen, ainsi qu'en témoigne l'existence de brèches à blocs d'andésite, intercalées dans les dépôts pliocènes. La phase éruptive serait ici aussi antérieure au Pliocène. L'existence de blocs d'andésite et de cendres emballés dans les marnes serravalliennes conduit à penser que l'activité éruptive remonte au Miocène moyen. Le remaniement des vulcanites dans le Pliocène serait donc largement postérieur à leur mise en place.

3. Les roches volcaniques de Pozo del Esparto

A l'extrémité sud de la dépression d'Aguilas, on rencontre près de Pozo del Esparto quelques affleurements volcaniques reposant directement sur les schistes alpujarrides. Il s'agit d'une andésite micacée à pâte dévitrifiée et enclaves de micaschistes, quartz, etc. Cet épanchement est dépourvu de toute relation avec les séries sédimentaires néogènes.

V. Les formations quaternaires des dépressions d'Aguilas et de Cabo Cope

Les dépôts quaternaires n'ont pas fait l'objet d'études détaillées. Seules quelques observations seront relatées ici.

Apparemment, les formations pléistocènes se répartissent en deux groupes d'âge différent :

— Un Quaternaire représentant peut-être le Paléotyrrhénien (ex. Milazzien), constituant des glacis assez fortement pentés, de vaste extension.

— Un Quaternaire plus récent, correspondant au Tyrrhénien à Strombes (Eutyrrhénien), et regroupant des terrains plus variés, localisés le plus souvent le long du littoral.

1. Le Quaternaire le plus ancien — Paléotyrrhénien probable

a — *Dépression au nord du Cabo Cope*

Des observations intéressantes peuvent être effectuées le long du littoral, au nord du Cabo Cope.

Des calcarénites marines à moules de Mollusques, associées à des grès à dragées de quartz, avec stratification oblique, reposent soit en discordance, soit en concordance apparente sur le Pliocène.

A ces dépôts sont associées des lumachelles à grands *Glicymeris* (ex. *Pectunculus*), fréquentes à ce niveau dans le Paléotyrrhénien des côtes bétiques (Montenat, 1973).

Des limons sableux rouges, chargés de brèches consolidées et couronnés d'une puissante croûte calcaire clôturent la série.

En bord de mer, l'altitude de ces formations n'excède pas la dizaine de mètres, souvent moins. Vers l'intérieur des terres, elles se raccordent à des glacis conglomératiques devenant continentaux et dont l'altitude s'élève progressivement vers l'ouest.

Au pied nord du Cabo Cope (environ du Castillo de Cope), des calcaires oolithiques, attribuables au Tyrrhénien à Strombes ainsi qu'on verra plus loin, sont *encastrés en contre-bas* du niveau à lumachelles de *Glicymeris* et croûte calcaire.

b — *Dépression d'Aguilas*

Les glacis conglomératiques fortement consolidés sont également très développés dans la partie occidentale de la dépression d'Aguilas où ils sont pentés vers le sud-sud-est.

Les analogies avec les horizons observés précédemment dans la plaine au nord du Cabo Cope laissent penser qu'il s'agirait du même niveau quaternaire. A proximité des côtes actuelles, les conglomérats montrent différents indices d'un dépôt en milieu marin littoral (galets perforés, débris de coquilles). Les lumachelles à *Glicymeris* sont occasionnellement présentes (secteur de Cuatro Calas, Cala Reona, etc.).

Des failles de faible rejet et des flexures peuvent affecter ces entablements (notamment à Cuatro Calas). L'altitude des glacis croît régulièrement vers le nord-nord-ouest. Indépendamment des déformations possibles, il faut noter qu'en certains endroits (Pilar de Jaravia notamment) l'entablement paraît se dédoubler, donnant deux glacis emboîtés. La stratigraphie de ces formations demanderait donc à être précisée.

2. L'Eutyrrhénien à Strombes

Ce second groupe d'affleurements quaternaires de la région d'Aguilas, le plus récent, est aussi le mieux caractérisé paléontologiquement.

a — *Les calcarénites à Strombes et les dunes oolithiques de Terreros*

L'affleurement le plus instructif se trouve en bordure de la plage de Terreros, à l'ouest du Castillo.

Gignoux et Fallot (*op. cit.*) ont déjà souligné la richesse des gisements à *Strombus bubonius* Lmk., en cet endroit.

La calcarénite à Strombes repose sur le Pliocène, environ un mètre cinq au-dessus du niveau de la mer actuelle. Son épaisseur n'excède guère deux à trois mètres. Vers le haut, les calcarénites passent à des sables de plage puis à des calcaires oolithiques fins, blanchâtres, constituant de petits édifices dunaires fermant les salines de Terreros.

Ce dispositif est en tous points identique à celui que l'on rencontre en de nombreux autres points du littoral bétique : salines d'Alicante et de Torrevieja, salines de los Belones à l'est de Cartagena, etc.

Il faut ajouter que les calcaires oolithiques dunaires sont eux-mêmes surmontés sans transition par des grès calcaires de dune dépourvus d'oolithes.

La même succession a été observée aux salines de los Belones (est de Cartagena). Elle pourrait témoigner d'une modification climatique qui a mis fin aux conditions propices à la genèse des oolithes.

b — *Autres affleurements de l'oolithe quaternaire*

Un autre témoin de calcaire oolithique a été observé à l'ouest de Cuatro Calas où il paraît encastré en contrebas du glacis attribuable au Paléotyrrhénien.

Au nord-est d'Aguilas, le petit cap qui s'allonge vers la Isla del Fraile est également constitué de calcaire oolithique fin. Il s'y trouve associé à des calcarénites, jadis exploitées, qui ne s'élèvent guère que d'un à deux mètres au-dessus du niveau de la mer actuelle et dans lesquelles Gignoux et Fallot ont recueilli une faune chaude à *Strombus bubonius* Lmk. L'âge eutyrrhénien des calcaires oolithiques se trouve ainsi bien confirmé (Montenat, 1973).

Enfin, au nord du Cabo Cope, le littoral est occupé sur près de deux kilomètres de long par une bande de calcaires oolithiques à stratifications obliques identiques aux précédentes. Ils constituent de petites collines culminant à une vingtaine de mètres au-dessus du niveau de la mer.

On se rappelle qu'à la racine du Cabo Cope, sur son versant nord, ces calcaires oolithiques apparaissent encastrés en contrebas de formations quaternaires plus anciennes (Paléotyrrhénien probable).

ÉVOLUTION PALÉOGÉOGRAPHIQUE ET GÉODYNAMIQUE DE LA RÉGION D'AGUILAS, AU COURS DU NÉOGÈNE ET DU QUATERNAIRE

Les observations qui viennent d'être relatées suggèrent quelques remarques sur l'évolution de la région d'Aguilas au cours du Néogène et du Quaternaire.

I. Le démantèlement des unités malaguides

Dans la zone bétique interne, on constate que les rares témoins du Miocène le plus ancien, Aquitanien et Burdigalien inférieur, sont le plus souvent en connexion avec un

substratum malaguide. Ceci se trouve vérifié, en particulier, dans le bassin de Vera proche. Par contre, à partir du Burdigalien supérieur-Langhien, les transgressions miocènes s'effectuent sur un substratum structuralement plus profond, ce qui est également vérifié dans la région d'Aguilas.

Il semble donc que des mouvements importants entraînant un démantèlement des nappes Malaguides, les plus élevées dans l'édifice structural, se soient produits au cours du Miocène inférieur, après quoi il n'en subsiste plus, bien souvent, que des lambeaux disséminés. Dans la région d'Aguilas, les mouvements auraient été suffisamment intenses pour entraîner une érosion intense et la mise à jour, dès cette époque, de terrains alpujarrides profonds.

II. La transgression langhienne

La transgression du Langhien inférieur est un autre phénomène dont la généralité a pu être vérifiée dans une grande partie des chaînes bétiques. La région d'Aguilas en offre un bon exemple.

Après les contraintes qui se sont manifestées au début du Miocène, la chaîne entre, à partir du Langhien [1], dans une phase de relaxation qui se prolongera jusqu'à la fin du Miocène moyen, après quoi de nouveaux phénomènes compressifs très importants seront enregistrés.

Il semble que durant cette longue période (Langhien-Serravallien) le domaine marin ait pris une extension considérable. Les discordances ponctuant la sédimentation entre le Langhien inférieur et supérieur ou entre le Langhien supérieur et Serravallien restent d'importance modeste et ne reflètent probablement que des pulsions locales dans le processus général de distension (flexures, jeux de failles normales, etc.).

III. Dynamique de la sédimentation langhienne

1. Les Olistolithes

Dans le secteur de Terreros, il existe à la base de la série langhienne des décharges de brèches submonogéniques à éléments de dolomie sombre non émoussés, emballés dans le sédiment miocène silto-gréseux. Il est possible, sur le terrain, de suivre le passage de ces brèches sédimentées à de véritables olistolithes hectométriques, constitués de masses fragmentées des mêmes dolomies, « flottant » sur le substratum schisteux. Les fractures recèlent souvent un remplissage sédimentaire calcaro-gréseux témoignant de leur incorporation au milieu marin. Les déformations tectoniques ultérieures rendent les observations délicates. Toutefois, il semble que les masses dolomitiques aient glissé du nord-ouest vers le sud-est en direction du bassin ; les brèches sédimentées représentant leur « émiettement » final dans le milieu de sédimentation.

Toujours dans le même secteur de Terreros, des imbrications extrêmement serrées et

1. Voire peut-être dès la fin du Burdigalien.

répétées de marnes langhiennes et de paquets de matériaux alpujarrides divers (schistes violacés, grès, dolomie) correspondent probablement aussi, originellement, à des glissements d'olistolithes.

L'exemple de la région d'Aguilas n'est pas isolé. En d'autres parties de la zone interne, Cresta del Gallo de Murcia, Cartagena, Sierra Alhamilla, etc., la même brèche dolomitique, à mégablocs, a été rencontrée à la base des dépôts langhiens (Langhien supérieur). Le phénomène de distension qui a présidé à l'installation des bassins sédimentaires fut sans doute assez rapide pour occasionner des ruptures d'équilibre sur les marges, entraînant des glissements de masses rocheuses dans le milieu marin.

2. Les turbidites langhiennes

Les dépôts du Langhien inférieur (biozone à *G. bisphaericus* et Préorbulines) sont constitués principalement de pélites entrecoupées de turbidites fines, souvent laminées. Ceci, ajouté au taux élevé d'espèces planctoniques dans la microfaune, permet d'envisager un dépôt pélagique relativement profond alimenté périodiquement en apports turbiditiques, sans doute éloignés de leur source d'origine (turbidites distales).

A partir du Langhien supérieur (*Orbulina — G. peripheroronda*) s'installe une sédimentation rythmique turbiditique, le plus souvent extrêmement grossière. Il s'agit cette fois, pour l'essentiel, de turbidites proximales, proches de leur zone d'alimentation.

Si l'on se réfère à la terminologie classique des turbidites, notons que seuls les intervalles A et B sont alors bien représentés. L'intervalle A peut comporter des matériaux extrêmement grossiers ($\leq$ m)^3, généralement non roulés et granoclassés. Les plus grossiers à la base ravinent la séquence précédente. De nombreux débris organogènes (Pectinidés, Ostréidés, Bryozoaires) sont mêlés aux matériaux détritiques.

L'intervalle B correspond à un dépôt fin, sableux ou silteux à laminations parallèles. Il peut être réduit par le ravinement dû au télescopage d'apports turbiditiques grossiers successifs, lesquels remanient à la base des fragments de sédiments silteux.

Les figures sédimentaires propres à l'intervalle C (micro-slump, stratifications obliques, etc.) n'ont guère été observées qu'à la partie supérieure de la série langhienne où les apports turbiditiques tendent à s'affiner (diminution du terme A). Ceci marque une évolution vers un type de turbidite plus distale, ce que confirme le passage aux marnes pélagiques du Serravallien.

Du point de vue de la nature des apports détritiques, les matériaux alpujarrides constituent la majeure partie des éléments remaniés : schistes épimétamorphiques gris, schistes violacés, dolomies sombres, quartzites, à l'exclusion de toute roche mésométamorphique.

Dans la moitié supérieure de la série apparaissent en quantité notable des blocs ($\leq$ m^3) empruntés aux terrains malaguides (calcaires du Dogger et du Nummulitique notamment), témoignant d'une diversification des secteurs soumis à l'érosion. En d'autres régions de la zone interne, le Langhien supérieur correspond à une sédimentation pélagique beaucoup plus fine, silto-micacée. Le secteur d'Aguilas se singularise par la puissance des apports grossiers témoignant de la proximité de reliefs instables.

3. Les « conglomérats d'Aguilas »

La position stratigraphique des conglomérats de la rade d'Aguilas pose un problème non encore résolu.

A Peña Aguilica, ils sont géométriquement superposés aux marnes du Langhien inférieur, tandis qu'au Castillo d'Aguilas ils surmontent le substratum schisteux. Toutefois, on ne peut écarter l'hypothèse que cette superposition soit de nature tectonique.

Les conglomérats se caractérisent par la présence exclusive de galets carbonatés originaires d'unités malaguides (Cabo Cope) à l'exclusion de tout élément épimétamorphique alpujarride. Ils sont associés à des marnes rouges à olistolithes.

Le débat reste donc ouvert : s'agit-il d'un conglomérat continental miocène, discordant sur le Langhien, ou d'une formation plus ancienne, associée à un ensemble malaguide en partie immergé actuellement dont le massif du Cabo Cope fournirait un jalon ?

4. La phase tectonique post-Serravallien

Les terrains du Miocène inférieur et moyen ont été violemment plissés avant le dépôt du Pliocène qui est, au contraire, remarquablement tranquille. Par comparaison avec des régions proches (bassin de Vera notamment) on peut penser que cette phase orogénique post-Serravallien est antérieure au Miocène supérieur. Ses effets ont été ressentis dans toute l'étendue des Cordillères bétiques et ont donné lieu à des phénomènes compressifs souvent intenses.

Des failles subméridiennes (décrochements, failles inverses) impliquant des terrains langhiens, dont certaines sont minéralisées (mines de Terreros), ont pris naissance lors de cette phase tectonique.

5. Le volcanisme

Le volcanisme de type calco-alcalin de Terreros est, selon toute vraisemblance, d'âge miocène moyen. Il peut être rattaché au vaste complexe éruptif du Cabo de Gata, situé plus au sud-ouest, dont l'activité s'est échelonnée dans le temps depuis le Langhien jusqu'au Messinien (Bellon *et al.*, 1976).

6. L'absence du Miocène supérieur

Les dépôts du Miocène supérieur font défaut dans toute la région étudiée. Celle-ci se situe en effet sur le trajet d'un paléorelief épousant la torsion générale des Sierras côtières entre le Cabo de Palos (Cartagena) et Garrucha, et qui constituait une ride émergée au Miocène supérieur. Elle séparait les bassins situés actuellement à l'intérieur des terres (Cartagena, Canteras, Mazarron, Vera) de ceux existant sous la Méditerranée.

Les études de géophysique marine ont montré que ce paléorelief se prolongeait au nord-est du Cabo de Palos en direction des Baléares et ne fut submergé qu'à partir du Pliocène.

7. La sédimentation pliocène

Le Pliocène est marqué dans la région considérée par un renouvellement paléogéographique important. La ride évoquée plus haut, restée émergée au cours du Miocène supérieur, est soumise à un affaissement qui entraîne sa submersion totale (« off-shore » nord-est du Cabo de Palos) ou partielle (Mazarron, Cabo Cope, Aguilas, etc.), sous la mer pliocène.

L'ingression marine s'opère dès le Pliocène inférieur (zone à *G. margaritae*). Le milieu marin reste accidenté de paléoreliefs, notamment dans le secteur de Terreros.

Les marnes vertes silteuses du Pliocène inférieur renferment des Pectinidés fragiles à test lisse (*Amussium*) témoignant d'un milieu plus profond, souvent riche en glauconie, au pied des paléoreliefs, alors que les zones hautes, submergées plus ou moins tardivement, sont le siège d'une sédimentation carbonatée organo-détritique reflétant un milieu de haute énergie (calcarénite à stratifications obliques). De fréquents arrêts de sédimentation (diastèmes) marquent la série. Ils sont associés à de légers changements de pendage et à des indurations des dépôts carbonatés.

Il est à remarquer que l'épaisseur des dépôts pliocènes reste modérée, la subsidence ayant été dans l'ensemble peu accentuée.

Enfin, dans la partie nord-est de la dépression d'Aguilas, la sédimentation terrigène (marnes sablo-micacées) finement laminée reflète un milieu calme, en communications restreintes avec le reste du domaine marin. Ceci, s'ajoutant à la présence occasionnelle de Charophytes et de Mollusques saumâtres, Gastéropodes et *Cardium*, évoque un fond de golfe abrité.

Comme dans les autres bassins pliocènes du domaine bétique on enregistre ici de légers mouvements entre Pliocène moyen et supérieur. Ceux-ci précèdent de peu l'émersion générale.

8. L'évolution au cours du Quaternaire

La chronologie des phénomènes quaternaires demeure encore imprécise. Après l'émersion de la fin du Pliocène, une surrection d'ensemble entraîne l'érosion d'une partie de celui-ci. C'est ainsi que le Pliocène supérieur n'est connu que par des témoins minuscules au sud d'Aguilas et semble absent au nord du Cabo Cope.

Les dépôts marins du Paléotyrrhénien et du Tyrrhénien à Strombes transgressent peu les lignes de rivages actuelles.

Au cours du Quaternaire, la région considérée semble montrer une tendance constante à l'affaissement ainsi qu'en témoigne l'altitude modeste du Paléotyrrhénien marin (affaissé) et le fait que le Tyrrhénien à Strombes est le plus souvent immergé.

D'une manière générale, des mouvements tectoniques quaternaires paraissent extrêmement discrets dans la région d'Aguilas-Cabo Cope, en comparaison des régions proches

(Bousquet et Montenat, 1974). Le Pliocène en dehors de faibles pendages attribuables au soulèvement général de la région, présente très peu de déformations.

Les accidents N 20° E et N 70° E (voir carte géologique), qui ont dû fonctionner au cours de la phase tectonique post-Serravallien, ne montrent qu'exceptionnellement de faibles indices d'un rejeu quaternaire (bordure sud du Lomo de Bas, El Cocon ; Cuatro Calas).

La faible activité séismique de la région, en comparaison de localités proches (Lorca-Totana par exemple) est un autre témoignage du calme tectonique de ce secteur durant les périodes récentes.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Bellon, H., P. Bordet, J. C. Bousquet, et C. Montenat, 1976. — Principaux résultats d'une étude radiochronométrique du volcanisme néogène des Cordillères bétiques. 4e Réunion Sc. Terre, Paris : 43.

Bizon, G. et J. J., et coll., 1972. — Atlas des principaux foraminifères planctoniques du bassin méditerranéen - Oligocène à Quaternaire. Technip édit., 316 p.

Blow, W. H., 1969. — Late middle Eocene to Recent planktonic Foraminiferal biostratigraphy. *Proc. first int. conf. Plank. Micr.*, Genève 1967, **1** : 199-422.

Bolli, H. M., et P. J. Bermudez, 1965. — Zonation based on planktonic foraminifera of middle Miocene to Pliocene warm water sediments. *Bol. As. venez Geol. Min. Petrol.*, **8** (5) : 119-149.

Bousquet, J. C., et C. Montenat, 1974. — Présence de décrochements nord-est sud-ouest plio-quaternaires dans les Cordillères bétiques orientales (Espagne). Extension et signification générale. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **278** : 2617-2620.

Bousquet, J. C., B. Dumas, et C. Montenat, 1975. — L'accident de Palomares : décrochement quaternaire sénestre du bassin de Vera (Cordillères bétiques orientales — Espagne). *Cuadernos de Geologia*, Univ. Granada, **6** : 113-119.

Brébion, Ph., G. Demarcq, A. Lauriat, et C. Montenat, 1971. — Le Pliocène du bassin d'Elche (Espagne — Province d'Alicante) et sa faune de Mollusques. *Estudios geol.*, **27** : 197-211.

Brébion, Ph., A. Lauriat-Rage, D. Pajaud, S. Pouyet, et J. Roman, 1978. — Les faunes pliocènes des environs d'Aguilas (provinces d'Almeria et de Murcia, Espagne méridionale). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér, n° 511, Sciences de la Terre, 68 : 55-76.

Fernex, F., 1968. — Tectonique et paléogéographie du Bétique et du Pénibétique orientaux. Transversale de la Paca-Lorca-Aguilas (Cordillères bétiques — Espagne méridionale). Thèse Sc., Paris, 946 p.

Fernex, F., J. Magné, et D. Mongin, 1967. — The paleogeography of the eastern betic ranges of southern Spain during the Cenozoic. *System. Assoc.*, 7, Aspect of Tethyan Biogeogr. : 239-246.

Fernex, F., et J. Magné, 1969. — Essai sur la paléogéographie des Cordillères bétiques orientales. *Boln. Inst. geol. min. Esp.*, **30** (3) : 203-211.

Fernex, F., et B. Szer, 1971. — Le bassin pontien à l'est de la province de Murcia (Espagne) et le problème du prolongement du système orogénique bétique vers l'Est en mer. *C. r. somm. Séanc. Soc. géol. Fr.* : 421-426.

Gignoux, M., et P. Fallot, 1927. — Contribution à la connaissance des terrains néogènes et quaternaires marins sur les côtes méditerranéennes d'Espagne. Congrès géol. intern., 5e session, Madrid 1926 : 413-521.

Montenat, C., 1973. — Les formations néogènes et quaternaires du Levant espagnol. Thèse Sc., Orsay Paris-Sud, 1170 p.

— 1974. — Tectonique et sédimentation pliocène dans les Cordillères bétiques (Espagne méridionale). *G. Geol.*, **39** (2) : 469-480.

— 1975. — Le Néogène des Cordillères bétiques. Essai de synthèse stratigraphique et paléogéographique. Rapport BEICIP inéd., 187 p.

VOLK, H. R., 1966. — Zur Geologie und Stratigraphie des Neogenbeckens von Vera — Südots Spanien. Thèse, Amsterdam, 160 p.

Manuscrit déposé le 2 février 1977.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3e sér., n° 511, janv.-févr. 1978,
Sciences de la Terre 68 : 55-76.

Les faunes pliocènes des environs d'Aguilas (provinces d'Almeria et de Murcia, Espagne méridionale)

par Philippe Brébion, Agnès Lauriat-Rage, Daniel Pajaud,
Simone Pouyet et Jean Roman *

Résumé. — Les faunes macrobenthiques récoltées dans le Pliocène de la région d'Aguilas (Espagne méridionale) sont dominées par la présence de deux groupes : les Bryozoaires Cheilostomes (62 espèces déterminées) et les Bivalves (29 espèces). Viennent ensuite, en ordre décroissant d'abondance (nombres d'espèces) : les Échinides (18), les Brachiopodes (8), les Crustacés Cirripèdes (4), les Gastéropodes (3) et divers débris de Crinoïdes, Ophiurides, Astérides, Crustacés Décapodes, Bryozoaires Cyclostomes et Annélides tubicoles. Un certain nombre d'espèces nouvelles ont été créées (Cheilostomes, Brachiopodes, Cirripèdes). Aucun polypier ni restes de Spongiaires n'ont été trouvés. L'ensemble de ces faunes permettent de confirmer, pour les terrains concernés, un âge pliocène inférieur et moyen et, pour un seul gîte fossilifère, un âge pliocène supérieur. Le climat de ces mers pliocènes était plus chaud que celui de la Méditerranée actuelle, la salinité normale. Plusieurs biotopes, étagés entre la frange littorale et des fonds de 200 m environ, ont abrité diverses communautés dont la plus riche semble correspondre à un paysage de couverts algaires et de colonies de Bryozoaires vers 50 m de profondeur. Les faunes n'ont pas subi de transport prolongé.

Introduction

L'étude du Néogène d'Espagne, entreprise par C. Montenat, a permis la récolte de très nombreuses faunes dont la fraction pliocène macrobenthique est ici décrite. Le lecteur trouvera dans une publication séparée (Montenat, Renéville et Bizon, 1978) l'analyse stratigraphique ainsi que l'évolution paléogéographique et géodynamique de la région d'Aguilas au cours du Néogène.

L'étude paléontologique présentée ici porte sur un secteur situé le long du littoral méditerranéen, à peu près à mi-chemin entre Almeria et Murcia, dans la région d'Aguilas, les points extrêmes étant séparés d'environ 30 km (fig. 1). Dans cette région, le Pliocène se présente sous plusieurs faciès : marnes sablo-micacées, marnes silteuses et calcaires organo-détritiques pour l'essentiel. Ces derniers sont localement riches en macrofossiles benthiques de taille variable. Les divers points où ont été prélevées les faunes pliocènes peuvent être rapportés à huit gîtes fossilifères (numérotés de I à VIII), eux-mêmes répartis entre quatre gisements (ces derniers portent un numéro de code qui est celui du fichier du Centre de

* Travaux du Groupe français d'étude du Néogène.

P. Brébion, A. Lauriat-Rage, J. Roman, *Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue Buffon, 75005 Paris — L.A. 12 du CNRS.*

D. Pajaud, *Université Pierre & Marie Curie, Laboratoire de Paléontologie des Invertébrés, 4, place Jussieu (T24-E3), 75230 Paris Cedex 05.*

S. Pouyet, *Université Claude Bernard, Département des Sciences de la Terre, bd du 11 Novembre, 69621 Villeurbanne — « Centre de Paléontologie stratigraphique » associé au CNRS, L.A. 11.*

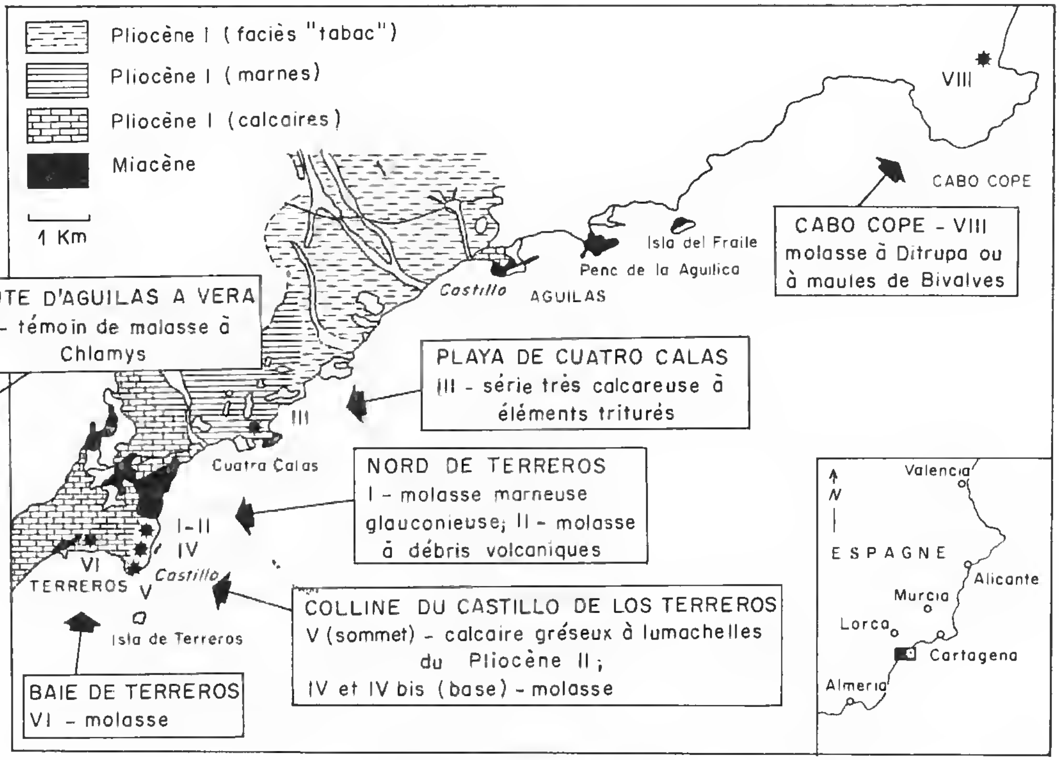


FIG. 1. — Carte de localisation des principaux gîtes fossilifères pliocènes de la région d'Aguilas, entre Terreros et Cabo Cope (d'après MONTENAT, RENÉVILLE et BIZON).

Paléontologie stratigraphique de Lyon). Un seul gîte (V) est daté du Pliocène II (supérieur), tous les autres appartenant au Pliocène I (inférieur et moyen) avec référence probable de l'un d'entre eux (VIII) au Pliocène moyen. L'ordre dans lequel sont présentés les divers gîtes du Pliocène I n'implique aucune superposition stratigraphique (tabl. I).

Il faut encore signaler que certains auteurs avaient cru pouvoir rapporter les faunes d'Aguilas au Miocène (FERNEX *et al.*, 1967).

TABLEAU I. — Gîtes fossilifères pliocènes de la région d'Aguilas (Espagne méridionale).

V	Sommet de la colline du Castillo de Terreros (5.250.01.040.01)	
VIII	Molasse à *Ditrupa* de Cabo Cope (5.250.08.300.14)	
III	Série calcareuse de la Playa de Cuatro Calas (5.250.08.300.13)	
IV	Base de la colline du Castillo de	Terreros (5.250.01.040.01)
VI	Molasse dans la baie de	Terreros (5.250.01.040.01)
II	Molasse à débris volcaniques au NE de	Terreros (5.250.01.040.01)
I	Molasse marneuse glauconieuse au NE de	Terreros (5.250.01.040.01)
VII	Molasse à *Chlamys* sur la route d'Aguilas à Vera (5.250. . . .)	

RÉPARTITION DES FAUNES

L'échantillon global est dominé, tant en nombre d'espèces qu'en nombre d'individus, par les Bryozoaires (62 taxons déterminés) et les Bivalves (29 taxons déterminés). Viennent ensuite les Oursins (14 espèces reconnues) et les Brachiopodes (8 espèces), les Crustacés Cirripèdes et les Gastéropodes (4 espèces chacun), enfin divers groupes (Serpulidés, Décapodes, Ophiurides, Astérides, Crinoïdes) et organismes énigmatiques.

La répartition des principaux groupes d'Invertébrés benthiques est présentée dans le tableau suivant (tabl. II). Le nombre indiqué est celui des espèces. Certaines d'entre elles sont évidemment communes à plusieurs gîtes.

Tableau II. — Répartition des principaux groupes d'Invertébrés benthiques dans les huit gîtes fossilifères pliocènes de la région d'Aguilas (nombres d'espèces).

Gîtes		Bryozoaires cheilostomes	Bivalves	Brachiopodes	Echinides	Gastéropodes	Crustacés Cirripèdes
Pl. II	V		16		1	3	
	VIII	30			3		
Pl. I	III	46	17	8	18	2	
	IV	46	11		6		
	VI		1				
	II		5	2			2
	I		10	2	2		3
	VII		1				

Le gisement de Cuatro Calas (III) a fourni 91 espèces (dont 46 de Bryozoaires), celui de Terreros (I, II, IV et VI) en a fourni 85 pour le Pliocène I (dont 46 pour les Bryozoaires) et une vingtaine pour le Pliocène II (dont aucun Bryozoaire), enfin celui de Cabo Cope (VIII), un peu plus d'une trentaine (presque exclusivement des Bryozoaires).

Répartition des Bryozoaires Cheilostomes

VIII, **Cabo Cope**, 30 espèces parmi lesquelles : *Micropora papyracea* (Reuss), *Microporella coronata* (Sav. Aud.), *Steginoporella* sp. B. Pouyet, *Schizotheca stellata* (Seg.), *Onychocella marioni* Jullien, *Teuchopora castrocarensis* (Manz.).

III, **Cuatro Calas**, 46 espèces dont : *Hamphonotus minax* (Busk), *Tremopora redicifera* (Hincks), *Hippopoleurifera surgens* (Manz.), *Schizomavella linearis* (Hassal), *Escharoides fulgurans* (Mz), *Phoceana* sp. E. Pouyet, *Smittina canavarii* (Neviani), *Schizotheca fissa* (Busk), *Celleporaria palmata* (Mich.).

IV, **Los Terreros (pied de la colline)**, 46 espèces dont : *Escharella ventricosa* (Hassal), *Schizotheca serratimargo* (Hincks), *Metrarabdotos elegans* (Buge), *Cellepórina costazi* (Sav. Aud.), *Hincksina flustroides* (Hincks), *Steraechmella buski* Lagaaij, *Chorizopora brongniarti* (Sav.-Aud.), *Schizomavella auriculata* (Hassal), *Buffonellodes incisa* (R.), *Hippoporina ranui* Cipolla.

(Liste complète *in* POUYET, 1976).

RÉPARTITION DES BIVALVES

V, **Los Terreros (sommet de la colline)**, 16 espèces dont : *Pinna tetragona* Brocc. (Plio-Quaternaire atlantique et méditerranéen).

III, **Cuatro Calas** : 17 espèces dont : *Flabellipecten bosniaskii* (Stef et Pant.) (Pliocène méditerranéen).

IV, **Los Terreros (pied de la colline)**, 11 espèces dont : *Pecten reghiensis* (Seg.) (Pliocène méditerranéen).

VI, **Los Terreros (baie)**, 1 espèce : *Oopecten (Gigantopecten) latissimus* (Brocc.) (Pliocène atlantique et méditerranéen).

II, **Los Terreros (région NE, molasse à débris volcaniques)**, 5 espèces dont : *Flabellipecten planomedius* (Sacco) (Pliocène atlantique et méditerranéen).

I, **Los Terreros (région NE, molasse marneuse glauconieuse)**, 10 espèces dont : *Ostrea edulis lamellosa* Brocc. (Pliocène atlantique et Plio-Quaternaire méditerranéen).

VII, **Route d'Aguilas à Vera**, 1 espèce : *Lyropecten (Argopecten) seniensis* (Lmk).

(Liste complète *in* tabl. III.)

RÉPARTITION DES BRACHIOPODES

III, **Cuatro Calas**, 8 espèces : *Terebratula terebratula* Lin., *Phapsirhynchia sanctapaulensis* Paj., *Crania abnormis* (Defr.), *Lacazella mediterranea* (Ris.), *Megathiris detruncata* (Gmel.), *Cistellarcula* ? cf. *loevis* (Seg.), *Megerlia truncata* (Lin.), *Terebratulina retusa* (Lin.).

I et II, **Los Terreros (région NE, molasses)**, 2 espèces : *Terebratula terebratula* Lin., *Phapsirhynchia sanctapaulensis* Paj.

RÉPARTITION DES ÉCHINODERMES

V, **Los Terreros (sommet de la colline)**, 1 espèce : *Clypeaster* cf. *aegyptiacus* Wright.

VIII, **Cabo Cope**, 3 espèces indéterminées : *Arbacina* sp., *Echinolampas* sp. (fragment), *Paradoxechinus* (?) sp.

III, **Cuatro Calas**, 18 espèces d'Oursins dont 8 indéterminées : *Cidaris* aff. *cidaris* (Linné), *C.* aff. *desmoulinsi* Sism., *C.* cf. *gattungae* (Lamb.), *C.* aff. *margaritifera* Meneg., *Histocidaris oranensis* Lamb., *H. prionopleura* (Pom.), *Histocidaris* sp., *Arbacina* aff. *nicaisei* Pom., *Arbacina* sp., *Paradoxechinus* sp., *Schizechinus* sp., *Clypeaster* sp., *Echinocyamus pusillus* (O. F. Müller), *Echinolampas* cf. *deshayesi* Desor ? *E.* cf. *hoffmanni* Desor ?, *Schizaster* sp., *Schizobrissus* sp., *Echinocardium* sp.

Ainsi que des restes de Crinoïde (calice et columnales), Astéride (ossicules) et Ophiuride du groupe des Euryales (ossicules).

IV, **Los Terreros (pied de la colline)**, 6 espèces dont 1 indéterminée : *Cidaris* aff. *cidaris* (Linné), *Clypeaster aegyptiacus* var. *distefanoi* Ch.-Risp., *Echinolampas* aff. *hoffmanni* Desor., *Echinolampas angulata nodulosa* Lamb., *Schizaster* cf. *canaliferus* (Lmk), *Spatangus* sp.

I, **Los Terreros (région NE, molasse marneuse glauconieuse)**, 2 espèces : *Clypeaster* sp., *Echinolampas angulata nodulosa* Lamb.

Répartition des Gastéropodes

V, **Los Terreros (sommet de la colline)**, 3 espèces : *Strombus coronatus* Defr., *Conus* (*Lithoconus*) *mercati* Br., Cancellariidé indéterminé.

III, **Cuatro Calas**, 2 espèces : *Strombus coronatus* Defr., *Cirsotrema lamellosum* (Br.).

Répartition des Crustacés Cirripèdes

II, **Los Terreros (région NE, molasse à débris volcaniques)**, 2 espèces : *Balanus perforatus angustus* Gmel., *Balanus amphitrite* Darw.

I, **Los Terreros (région NE, molasse marneuse glauconieuse)**, 3 espèces : *Balanus perforatus angustus* Gmel., *Balanus tintinnabulum* Lin., *Creusia phryxa* Paj.

LES BRYOZOAIRES CHEILOSTOMES [1]

La faune de Bryozoaires est extrêmement abondante et variée : 62 espèces ont été reconnues. Cependant nous n'avons sur les Bryozoaires pliocènes d'Espagne que des données partielles et incomplètes ; leur étude systématique a fait l'objet d'une publication monographique séparée (Pouyet, 1976).

Tout le matériel étudié est d'âge Pliocène I ou Pliocène inférieur. Son état de conservation est satisfaisant mais les colonies sont en petits fragments, ce qui dénote un transport certain. Les Bryozoaires proviennent de trois gisements : Castillo de Terreros, Cuatro Calas et Cabo Cope. Chaque gîte fossilifère sera examiné successivement.

1. **Castillo de Terreros** (IV et IV *bis*)

Les Bryozoaires sont abondants et bien conservés. Nous trouvons notamment des *Celleporaria palmata* (Mich.) associés ou non au Madréporaire *Culicia parasitica* (Mich.), association que l'on a citée dans divers gisements depuis le début du Miocène et dont on ne connaît pas la signification écologique ou biologique.

Parmi les espèces encore vivantes, nous citerons *Myriapora truncata* (Pallas) se retrouvant sur les côtes marocaines atlantiques et en Méditerranée et pouvant vivre à de très faibles profondeurs lorsqu'elle est suffisamment abritée de la lumière.

Le genre *Chaperia*, représenté ici par l'espèce du Pliocène italien *C. annulus* (Manzoni), ne se rencontre actuellement que dans les eaux chaudes surtout australes. *Chorizopora brongniarti* (Sav.-Aud.) est citée dès le Miocène d'Autriche et Italie, se prolonge dans le Pliocène d'Italie, des Pays-Bas, d'Angleterre et du Japon, dans le Pléistocène d'Italie et

1. Par Simone Pouyet.

vit encore actuellement en Méditerranée, Atlantique (Maroc, Mexique), dans le Pacifique et l'océan Indien. Il faut cependant noter son absence des mers polaires.

Parmi les espèces fossiles, nous signalerons *Escharoides coccinea* (Abild.), apparaissant dès l'Oligocène et fréquente dans tout le bassin néogène périméditerranéen. *Buffonellodes incisa* (Reuss) a été récoltée dans le Miocène d'Autriche, de France et du Portugal ; elle est signalée pour la première fois dans le Pliocène.

2. **Cuatro Calas** (III)

Notre matériel vient d'une part de la base du Pliocène I et d'autre part de la partie supérieure de ce même Pliocène I. Cependant au niveau des Bryozoaires Cheilostomes, aucune distinction faunique n'apparaît entre les prélèvements.

Les Cellépores sont abondants mais leur taille reste modeste : nous retrouvons *C. palmata* (Mich.) associé parfois à *Culicia parasitica* (Mich.) ; *Turbicellepora coronopus* (Wood) et *Celleporina costazi* (Sav.-Aud.), toutes espèces connues depuis le Miocène jusqu'à l'Actuel et de vaste répartition géographique.

Les coquilles de Bivalves et les plaques et radioles d'Oursins étant fréquents, nous avons de nombreuses espèces encroûtantes. Nous citerons entre autres : *Chaperia annulus* (Mz), *Calloporina decorata* (Reuss), *E. coccinea* (Abild.) et *E. fulgurans* (Mz), *Hippopleurifera surgens* (Mz), *Cribrilaria radiata* (Moll) *Umbonula pliocenica* Pouyet, *Schizotheca stellata* (Seg.). La plupart de ces espèces se rencontrent dans le Plioquaternaire d'Italie et le Pliocène de Tunisie.

Les espèces érigées sont plus rares, en fragments de petite taille : *Porella cervicornis* (Pallas), *Biflustra savarti* forme *texturata* (Reuss), *Cellaria fistulosa* Auct., *Metrarabdotos elegans* Buge et Galopim de Carvalho, *Myriapora truncata* (Pallas), *Sertella* sp. (abondante).

La présence dans ce gisement d'une Schizoporelle à plusieurs couches superposées mérite d'être signalée, car ce phénomène est certainement lié à des conditions écologiques précises.

3. **Cabo Cope** (VIII)

Dans ce gîte, situé au nord-est d'Aguilas, il y a peu d'espèces érigées mais les espèces encroûtantes sur les coquilles de Pectinidés abondent. Parmi celles-ci, quelques-unes sont d'un grand intérêt écologique : *Manzonella exilis* (Mz) et *Steginoporella* sp. B. Pouyet. Actuellement, les représentants de ces deux genres vivent uniquement dans des eaux chaudes tropicales (province indo-malaise notamment). Si l'on admet que les exigences de ces espèces ont un peu changé depuis le Pliocène, cela confirme une mer chaude dont la température est supérieure à celle de la Méditerranée actuelle.

Citons encore *Figularia manzonii* Reuss, *Cribrilaria radiata* (Moll), *Hincksina flustroides* Hincks, *Calpensia calpensis* Busk, *Micropora papyracea* (Reuss), *Chaperia annulus* (Mz), *Chorizopora brongniarti* (Sav.-Aud.).

Parmi les rares espèces érigées, nous trouvons *Cellaria fistulosa* Auct., *Biflustra savarti* f. *texturata* (Reuss), *Adeona polystomella* (Reuss).

Les Cellépores semblent absents de ce gisement, mais il importe de ne pas tirer de conclusion prématurée car un seul prélèvement a été mis à notre disposition.

Conclusion

La richesse et la variété des espèces témoignent d'un milieu biologique favorable. Le climat était plus chaud qu'aujourd'hui. La profondeur devait être de l'ordre de 30 à 60 m. Il est probable qu'il s'agissait de fonds détritiques côtiers. L'absence de données sédimentologiques et le petit nombre de gisements ne permettent pas de reconstituer les milieux de vie et de sédimentation.

La faune a subi un transport certain démontré par l'absence de colonies entières, par la taille des fragments et par le degré d'usure (2 ou 3 selon l'échelle définie par N. Mongereau, 1970). Il s'agit d'une thanatocoenose de mode III (Johnson, 1960). Au point de vue stratigraphique, il faut mettre en évidence le fait que si quelques espèces miocènes se trouvent dans la faune du bassin d'Aguilas, la plus grande partie des formes décrites se rattachent aux faunes du Plioquaternaire d'Italie ou du Pliocène de Tunisie. Les liens avec les faunes pliocènes atlantiques du Maroc ou du Portugal sont très lâches. L'âge Pliocène, en tous cas, ne paraît faire aucun doute.

LES BIVALVES [1]

Les Bivalves de la région d'Aguilas proviennent de sept gîtes fossilifères différents (seul celui de Cabo Cope n'en a pas fourni). Le gîte situé sur la route d'Aguilas à Vera a été considéré séparément en raison de son isolement géographique : il n'a d'ailleurs livré qu'une seule espèce. Le gîte à molasse marneuse situé au nord-est de Terreros mérite également d'être cité à part, car il correspond probablement à un milieu plus profond que les autres, comme en témoignent les Pycnodontes et les Foraminifères.

1. Aspect de la faune

La faune de Bivalves récoltée dans la région d'Aguilas est assez riche, avec 29 espèces déterminées (voir tabl. III) dont certaines sont présentes dans tous les gisements ou presque tous et constituent souvent d'importantes populations : *Oopecten (G.) latissimus* ss. (Brocc.), *Pecten jacobaeus* (L.), *Lyropecten (A.) seniensis* (Lmk). Contrairement à Elche, situé plus au nord dans la province d'Alicante, où les moules internes et les coquilles entières sont répartis en nombre égal, à Aguilas on rencontre beaucoup moins de moules internes : quelques Hétérodontes, surtout *Callista italica* (Defr.) et un seul Taxodonte de grande taille, *Glycymeris bimaculata* ss. (Poli), très abondant. Les valves conservées sont essentiellement de Pectinidés, les plus fréquents en espèces et en nombre ; on citera aussi les Ostréidés et e genre *Spondylus*.

1. Par Agnès Lauriat-Rage.

2. Signification stratigraphique

Les Bivalves d'Aguilas sont indiscutablement d'âge pliocène et montrent des points communs avec la faune d'Elche et avec l'ensemble des gisements méditerranéens classiques d'Italie, de Catalogne, d'Afrique du Nord (y compris le Maroc Atlantique) et dans une moindre mesure du Portugal. A l'examen du tableau III, on peut constater que les espèces connues au Pliocène seulement et confinées à la Méditerranée sont très peu nombreuses,

TABLEAU III. — Répartition stratigraphique et géographique des Bivalves du Pliocène d'Aguilas.

LISTE DES BIVALVES DU PLIOCÈNE D'AGUILAS	REGION D'AGUILAS							DOMAINE NORDIQUE				DOMAINE ATLANTIQUE					DOMAINE MEDITERRANEEN					
	Pliocène II	Pliocène I						Miocène moyen	Miocène supérieur	Pliocène	Quaternaire	Miocène inférieur	Miocène moyen	Miocène supérieur	Pliocène	Quaternaire	Miocène inférieur	Miocène moyen	Miocène supérieur	Pliocène	Quaternaire	Actuel
	V	III	IV	VI	II	I	VII															
	gîtes fossilifères (n°)																					
Glycymeris bimaculata (Poli) s.s.	+														+					+	+	+
Mytilus sp.		=																				
Modiolus sp.		+																				
Pinna tetragona Brocc.	=																			=	=	
Amusium cristatum (Br.)	+		+											+					+	+	+	
Flabellipecten alessii (Phil.)	=																			=	=	
Flabellipecten bosniaskii (Stef. et Pant.)	+	+	+			+														+		
Flabellipecten planomedius (Sacco)	=	=	=	=											=					=		
Oopecten (Gigantopecten) latissimus (Brocc.) s.s.	+	+	+	+											+					+		
Pecten jacobaeus (L.)			=		=										=	=				=	=	=
Pecten regiensis (Seg.)		+	+		+	+														+		
Lyropecten (Argopecten) seniensis (Lmk.)	=	=	=		=	=	=	=					=	=	=		=	=	=	=	=	
Lyropecten (Argopecten) bollenensis (May)		+													+			+	+	+		
Mimachlamys angelonii (Menegh.in Stef. et Pant.)			=			=		=	=				=					=	=	=	=	
Mimachlamys pusio (L.) (=*multistriatus* Poli)		+							+	+		+	+	+	+	+		+	+	+	+	+
Mimachlamys varia (L.)		=									=	=	=	=	=	=		=	=	=	=	=
Chlamys (Manupecten) pesfelis (L.)		+													+					+	+	+
Chlamys "Hinnites" crispa (Brocc.)	=									=			=		=			=		=	=	
Chlamys "Hinnites" ercolaniana (Cocc.)	+	+						+							+	+		+	+	+	+	
Spondylus gaederopus L. ?	=					=							=	=	=	=				=	=	=
Spondylus crassicosta Lmk.	+	+	+									+	+	+	+				+	+		
Anomia ephippium rugulosostriata Brocc. *in* Br.		=	=		=							=	=		=		=	=	=	=		
Ostrea edulis lamellosa Brocc.		+	+			+									+					+	+	
Ostrea forskalii Chemn.						=												=	=	=	=	=
Pycnodonte cochlear navicularis (Brocc.)						+		+	+				+	+	+				+	+		
Lucinidés	=																					
Cardita elongata Br.	+											+	+	+				+		+	+	
Trachycardium (Dallocardia) multicostatum (Br.)		=						=				=	=	=	=			=		=	=	
Cerastoderma umbonatum (Wood) ?		+								+	+									+	+	+
Gastrana fragilis (L.)	=							=			=		=	=	=	=		=		=	=	=
Callista italica (Defr.)	+												+	+	+			+		+		
Panope faujasi Mén.	=													=	=					=	=	

mais accompagnent d'autres espèces également apparues au Pliocène ou même avant, et se prolongent au Quaternaire et parfois jusqu'à l'Actuel. Sur les 29 espèces déterminées de nos gisements, compte tenu des modifications apportées par les espèces à vaste répartition stratigraphique et par celles éteintes au Quaternaire, 10 d'entre elles subsistent au Quaternaire et 9 vivent encore de nos jours. Il ressort de ces chiffres un net appauvrissement de la faune du Pliocène à l'Actuel, en relation avec le refroidissement de la Méditerranée, non suivi dans le cas présent d'un début de renouvellement des espèces qui caractériseront ensuite le Quaternaire. En effet, les espèces d'Aguilas sont pour beaucoup typiques du Pliocène, à la fois par leur présence dans de nombreux gisements astiens, par leur fréquence dans ces gisements et par la grande taille de certains spécimens. En d'autres termes, on ne relève pas d'espèces rares au Pliocène et abondantes au Quaternaire dans le domaine méditerranéen.

L'analyse de la faune nous a conduit à examiner plus en détail la signification de certaines espèces et sous-espèces.

Glycymeris bimaculata bimaculata (Poli) : nous rapportons à *Gl. bimaculata bimaculata* les gros Taxodontes d'Aguilas. Cette sous-espèce, qui se rencontre à partir du Pliocène, présente donc un intérêt pour notre étude. Au Miocène, *Gl. bimaculata* comprend plusieurs sous-espèces, dont certaines sont à caractère biogéographique.

Oopecten (Gigantopecten) latissimus latissimus (Brocc.) : *O. (G.) latissimus*, espèce atlanto-méditerranéenne, du Miocène et du Pliocène, présente d'importantes variations morphologiques qui ont conduit les auteurs à retenir soit des variétés (Sacco, 1897 ; J. Roger, 1939), soit des sous-espèces (M. Glibert et L. Van de Poel, 1965). A Aguilas, nous avons reconnu *O. (G.) latissimus latissimus*, réunissant les caractères de la sous-espèce pliocène, elle-même variable. Les deux principales variations portent sur la taille et sur l'ornementation.

La taille varie considérablement : quelques spécimens atteignent 240 mm (diamètre antéro-postérieur), alors que cette mesure se situe généralement entre 100 et 150 mm. Les individus les plus grands, que l'on peut rapporter à la variété *gibboplana* Sacco, sont voisins d'une sous-espèce biogéographique du Miocène du bassin de la Loire, *O. (G.) latissimus apollo* (D. et D.), mais en diffèrent par l'ornementation plus discrète. En effet, *O. (G.) latissimus latissimus* ne possède pas autant de costules aussi bien sur les côtes que dans les intervalles ; de plus ces costules ont un faible relief.

Les valves de taille moyenne qui présentent souvent des nodosités sur les côtes sont assez comparables à *O. (G.) latissimus nodosiformis* (de Serres *in* Pusch), sous-espèce répandue dans le Miocène du Bassin de Vienne. Mais les spécimens d'Aguilas se distinguent de cette dernière par une plus faible convexité de la coquille et par l'atténuation des côtes secondaires et non des côtes principales. La présence de nodules développés ainsi que l'aspect saillant des côtes caractérisent une population de jeunes individus d'*O. (G.) latissimus latissimus* (voir *Chl. latissima* Brocc., J. Roger, 1939 : 37 et suiv.). Pour comparaison, *O. (G.) latissimus appollo* et *O. (G.) latissimus nodosiformis*, subdivisées de cette manière par M. Glibert et L. Van de Poel (1965), peuvent être considérées comme sous-espèces biogéographiques à regrouper à côté d'une sous-espèce miocène, *O. (G.) latissimus restitutensis* (Font.), qui par sa taille plus petite et pour des raisons stratigraphiques, paraît être l'ancêtre de la sous-espèce d'Aguilas. Le passage de *O. (G.) latissimus restitutensis* à *O. (G.) latissimus latissimus* pourrait se faire à la base du Pliocène (ou éventuellement un peu

avant). *O. (G.) latissimus latissimus*, bien représenté dans nos gisements sous des formes diverses, a un intérêt stratigraphique.

Pecten jacobaeus (L.) et *Pecten reghiensis* (Seg.) : contrairement à Elche où *P. reghiensis* a été récolté en grand nombre, cette espèce est rare à Aguilas. En revanche, *P. jacobaeus* y est bien représenté et montre deux types de variations bien connues au Pliocène.

En premier lieu, nous rapportons la grande majorité des valves droites à *P. jacobaeus* var. *subbipartita* Sacco, variant pliocène orné de côtes subdivisées plusieurs fois et possédant en leur milieu un sillon généralement plus large et plus profond. A la limite, la confusion avec *P. reghiensis* est possible dans quelques cas où il n'apparaît bien nettement qu'une subdivision des côtes. Mais *P. reghiensis* est souvent plus petit et plus convexe que *P. jacobaeus.* D'autre part, la présence simultanée de plusieurs valves gauches dépourvues de côtes intercalaires est une indication supplémentaire confirmant la détermination de *P. jacobaeus.* La deuxième variation de *P. jacobaeus* entre encore dans le cadre des variétés pliocènes (voir Sacco, 1897). En effet, quelques-uns de nos spécimens sont, comme *P. jacobaeus* var. *striatissima* (For.), ornés de côtes larges à section rectangulaire et comportant plusieurs costules. Cette ornementation rapproche les coquilles d'Aguilas de la forme typique, donc actuelle.

Lyropecten (Argopecten) seniensis (Lmk.) et *Lyropecten (Argopecten) bollenensis* (May.) : pour certains auteurs (J. Roger, 1939 ; M. Glibert et L. Van de Poel, 1965 ; G. Demarcq *in* Ph. Brébion *et al.*, 1971) ce sont deux espèces distinctes ; pour d'autres (Sacco, 1897 ; M. Gignoux, 1913 ; S. Raffi, 1970) il s'agit de la même espèce. Par ailleurs on notera que tous ces auteurs, à l'exception de M. Glibert et L. Van de Poel auxquels nous nous référons pour les questions de nomenclature, donnent priorité à *Chlamys scabrella* Lmk. plutôt qu'à *Chlamys seniensis* Lmk., le second se rapportant à une forme moins répandue.

La très abondante population de *L. (A.) seniensis*, de loin la plus fréquente dans les gisements d'Aguilas, montre tous les stades de croissance avec de nombreuses formes jeunes. Parmi ces dernières, certains spécimens seulement peuvent être classés à part en raison de quelques différences bien précises concernant la forme et l'ornementation des valves. Ces différences, énumérées et détaillées par J. Roger (1939 : 101 et suiv.), nous conduisent effectivement à considérer séparément *L. (A.) seniensis* et *L. (A.) bollenensis.* Nous retiendrons surtout chez *L. (A.) bollenensis* l'inéquilatéralité des valves (assez grand développement de la région postérieure), l'inégalité bien visible des valves droite et gauche (maximum de convexité à mi-hauteur pour la valve droite et près du bord palléal pour la valve gauche), des côtes plus larges que les intervalles sur la valve droite. La présence de quelques valves de *L. (A.) bollenensis* typiques parmi la grande population de *L. (A.) seniensis* d'Aguilas a pour nous un intérêt stratigraphique, car la première espèce, comme il est vrai dès le Miocène, n'avait pas encore à cette époque les caractéristiques du Pliocène (voir ci-dessus).

Chlamys (Manupecten) pesfelis (L.) : en dépit de leur fragmentation, nous rapportons sans difficulté deux valves brisées à *Chl. (M.) pesfelis.* Comme on le rencontre souvent chez les coquilles du faciès astien, les côtes sont régulières, assez élevées et plus étroites que les intervalles qui les séparent. Ces côtes, de même que les intervalles, ont une ornementation composée de costules bien visibles. A cet égard, nos spécimens se rapprochent d'une petite variété du pliocène italien : *Chl. pesfelis* var. *ligustica* Sacco, ainsi que des formes quaternaires et actuelles. L'ornementation secondaire est également bien visible

chez *Chl. (M.) linguafelis* (Alm. et Bof.), plus connue sous le nom de *Chl. fasciculata* (Millet), et que l'on considère habituellement comme l'ancêtre de *Chl. (M.) pesfelis*. Mais dans le cas de l'espèce miocène les côtes sont généralement plus nombreuses et moins régulières. La présence de *Chl. (M). pesfelis* est une bonne indication stratigraphique.

Anomia ephippium rugulosostriata Brocc. *in* Br. : d'après M. Glibert et L. Van de Poel (1965), *A. ephippium* est connue par deux sous-espèces *A. ephippium rugulosostriata* Brocc. *in* Br. et *A. ephippium ephippium* L. La première sous-espèce se détache, grâce à son ornementation particulière faite de côtes rayonnantes et rugueuses entre lesquelles se mêlent des stries, de la seconde qui ne présente jamais une telle ornementation. Les spécimens d'Aguilas sont conformes par leur taille et leur ornementation à *A. ephippium rugulosostriata* du Pliocène et plus précisément de l'Astien (voir figuration de Sacco, 1897) et diffèrent en cela de la sous-espèce actuelle *A. ephippium ephippium*.

Ostrea edulis lamellosa Brocc. : cette sous-espèce est caractéristique du Pliocène atlanto-méditerranéen et très fréquente dans le faciès astien. Il n'est donc pas surprenant de la rencontrer à Aguilas. En outre, nous rapportons quelques valves à une variation d'*O. edulis*, également très fréquente dans l'Astien, *O. edulis* var. *italica* Sacco.

Pycnodonte cochlear navicularis (Brocc.) : cette sous-espèce abondante au Pliocène, l'est surtout dans le Plaisancien. A partir du Calabrien et jusqu'à l'époque actuelle on rencontre *P. cochlear cochlear*, rare en Méditerranée. *P. cochlear navicularis* est donc intéressante du point de vue stratigraphique.

En conclusion, toutes les espèces et sous-espèces ayant une signification stratigraphique confirment les indications géologiques qui donnent un âge pliocène aux gisements d'Aguilas.

3. **Signification paléobiogéographique**

Comme toute faune provenant du Pliocène méditerranéen, les Bivalves d'Aguilas indiquent un climat chaud, nettement plus chaud que celui de la Méditerranée actuelle. Ainsi en témoigne la présence de *Pinna tetragona* Brocc., de *Spondylus crassicosta* L., d'*Ostrea forskalii* Chemn., du genre *Flabellipecten*. D'autre part, certaines espèces à vaste répartition géographique au Miocène, telles *Lyropecten* (*A.*) *seniensis* (Lmk.), *Mimachlamys angelonii* (Menegh. *in* Stef. et Pant.), *Chlamys « Hinnites » ercolaniana* (Cocc.) qui avaient connu à cette époque dans le domaine nordique un climat subtropical, se sont réfugiées au Pliocène dans la Méditerranée, demeurée toujours plus chaude. Elles ont ainsi échappé au refroidissement progressif de l'Europe qui, par la suite, a provoqué leur extinction. Ce sont principalement des modifications climatiques et écologiques qui ont appauvri les faunes à la fin du Pliocène en Méditerranée : sur les 29 Bivalves récoltés à Aguilas, 9 espèces seulement vivent de nos jours. Parmi ces dernières, on trouve évidemment des espèces sans signification [exemple : *Mimachlamys pusio* (L.), *Gastrana fragilis* (L.)] et quelques espèces et sous-espèces atlanto-méditerranéennes [exemple : *Pecten jacobaeus* (L.), *Glycymeris bimaculata* s.s. (Poli), rentrant toutes deux dans la composition de la faune moderne]. Il serait intéressant de faire une comparaison approfondie entre l'évolution des faunes de Bivalves plioquaternaires méditerranéennes d'une part et atlantiques d'autre part (du sud de la Grande-Bretagne jusqu'au Maroc) qui, au premier abord, ne semblent pas du tout suivre les mêmes règles. En effet, les faunes atlantiques d'Angleterre, de Normandie, du Portugal, y compris les plus endémiques comme celles du Redonien, renferment dès le

Pliocène nombre d'espèces actuelles. Le Maroc, par sa latitude plus basse, est sans nul doute le plus proche des faunes méditerranéennes (présence du genre *Flabellipecten*). Néanmoins à Aguilas, comme à Elche, nous n'avons pas relevé d'intrusion d'espèces atlantiques, *a fortiori* de formes froides.

4. Remarques paléoécologiques

La faune d'Aguilas renferme un mélange d'espèces littorales et plus profondes (une trentaine de mètres environ), qui ont pour la plupart vécu dans des sédiments assez grossiers et meubles. Parmi les formes de faible profondeur, citons les genres *Glycymeris*, *Spondylus*, *Ostrea*, *Gastrana*, *Callista*. A côté de ceux-ci beaucoup de Pectinidés (y compris les *Hinnites*). *Pycnodonte cochlear navicularis* (Brocc.) et *Panope faujasi* Mén. supportent des profondeurs plus grandes (cinquante mètres et plus).

La grande taille de *Glycymeris bimaculata* s.s. (Poli), *Oopecten (G.) latissimus* s.s. (Brocc.), *Callista italica* (Defr.), *Panope faujasi* Mén., ainsi que l'abondance de certaines populations telles *Pecten jacobaeus* (L.), *Lyropecten (A.) seniensis* (Lmk.), *Callista italica* (Defr.) avec de nombreux stades de croissance, indiquent un milieu tout à fait favorable au bon développement des espèces (taille et fréquence).

Les éléments de thanatocœnoses qui rentrent dans la composition de la faune de chacun de nos gisements proviennent d'apports différents, les espèces n'indiquant pas toutes les mêmes biotopes. Mais il ne semble pas que ces Bivalves aient subi de transport important, car leur état de conservation est dans l'ensemble assez bon et les diverses populations (surtout les Pectinidés) sont bien représentées avec de nombreux stades de croissance. De plus, quelques valves sont restées en connexion : *Pecten jacobaeus* (L.), *Oopecten (G.) latissimus* s.s. (Brocc.) ; d'autres sont accolées entre elles : *O. edulis* var. *italica* Sacco, les jeunes Huîtres se fixant sur de plus grandes ou sur des *Hinnites* par exemple. On trouve également une grande Balane fixée sur la valve droite d'une Huître. Ajoutons que des Serpules et des Bryozoaires souvent bien conservés encroûtent parfois les coquilles. De même, le calcaire organodétritique récolté avec les Bivalves renferme des Bryozoaires déterminables. L'ornementation des coquilles (costules des Pectinidés, pointes épineuses des Spondyles) demeure généralement lisible. Toutes ces formes montrent donc peu d'usure ; mais les tests sont souvent brisés avec des cassures anguleuses.

Pour toutes ces raisons, il est vraisemblable que les gisements définitifs se sont formés non loin du lieu où ont vécu les Bivalves et que des chocs importants se sont produits au moment de l'accumulation des coquilles ou même après. Toutefois certaines espèces à test très fragile, tels quelques spécimens d'*A. ephippium rugulosostriata* Brocc., ont été épargnées.

Un examen plus minutieux montre qu'en réalité il y a eu un tri mécanique des valves chez les espèces les plus inéquilatérales seulement, en raison de la capacité morphodynamique différente des valves droites et des valves gauches. Ainsi, on constate l'absence de valves droites chez *A. ephippium rugulosostriata* Brocc. à cause de leur plus grande fragilité et peut-être aussi de leur légèreté. De même le faible nombre des valves droites (plates) chez les Ostréidés, principalement ceux du gisement 1 à caractère plus profond, et des valves gauches (plates) chez les grands Pectinidés témoignent en faveur d'une certaine sélection. Des études plus détaillées sur la sélection des valves au cours d'un transport à grande

distance d'une faune récente près le Grau-du-Roi, Gard (M. F. Rolin, 1971 ; A. Lauriat, 1973) et à faible distance d'une faune pliocène à Saint-Gilles-du-Gard (A. Lauriat, 1974) permettent, par comparaison, de supposer que les gisements d'Aguilas appartiennent plutôt à la deuxième catégorie de dépôts. En effet, la présence de valves creuses plutôt que de valves plates démontre, à notre avis, que les courants n'ont pas agi avec suffisamment de force ou suffisamment longtemps pour déplacer les premières. Ces valves creuses, qui constituent donc chez les espèces inéquivalves l'essentiel des dépôts fossilifères, se sont accumulées dans leur gisement définitif, non loin des thanatocœnoses primitives. Les valves plates, qui sont les plus légères et les plus facilement transportables, ont probablement été emportées par les courants.

En résumé, diversité des biotopes, populations abondantes, faible usure des valves, présence de valves creuses, sont les principaux arguments en faveur de la formation d'un ou plusieurs gisements à proximité des thanatocœnoses d'origine.

Conclusions

La région d'Aguilas nous livre plusieurs gisements pliocènes renfermant à peu près les mêmes espèces, excepté le gisement I de faciès plus profond. L'âge pliocène donné par l'étude géologique est confirmé par la présence de certaines espèces et sous-espèces qui ont fait l'objet d'une discussion. L'ensemble de la faune indique un climat chaud, sans pénétration d'espèces nordiques, ni même atlantiques. Le bon développement des Bivalves (abondance des populations, grande taille des coquilles, test épais) traduit un milieu favorable à la croissance et à la reproduction des espèces. Les faunes des divers gisements, de profondeur variable (10 à 60 m), provenant de biotopes différents, ont été regroupées sans avoir subi de transport important, dans autant de thanatocœnoses étudiées dans ce chapitre.

LES BRACHIOPODES [1]

Comme la plupart des Invertébrés étudiés ici, en particulier les Bryozoaires et les Bivalves, les Brachiopodes recueillis dans la région d'Aguilas proviennent de la partie la plus calcareuse de la série pliocène de Terreros et Cuatro Calas (gîtes I, II et III) (tabl. 1). Huit espèces ont été reconnues, toutes dans le Pliocène I.

Leur étude systématique a fait l'objet d'une publication séparée (Pajaud, 1976*a*), dans la perspective de leur évolution au cours du Néogène et jusqu'à la période actuelle. L'analyse de cette faune incite aux réflexions suivantes.

1. Sur le mode de fixation

Sur les huit espèces, deux seulement étaient fixées au substrat par cimentation directe de la valve ventrale : *Crania abnormis* et *Lacazella mediterranea*. Craniidés et Thécidéidés sont fréquemment associés dans les sédiments crétacés et cénozoïques. Ils le sont encore

1. Par Daniel Pajaud.

actuellement en Méditerranée, soit sur fond dur, soit sur fond meuble jonché de matériel bioclastiques. Tous les spécimens d'Aguilas ont été récoltés détachés de leur support, à l'exception d'une coquille de *Lacazella* fixée sur un fragment de Bryozoaire branchu. Il est fort probable que la majeure partie de ces Brachiopodes ont utilisé de tels supports. Il faut cependant remarquer qu'il n'en a pas été observé sur les Bivalves, en particulier les Ostréidés beaucoup trop littoraux.

Toutes les autres espèces de Brachiopodes étaient des formes pédonculées. Parmi celles-ci, trois possédaient un pédoncule « flottant » au travers d'une large « fenêtre » pédonculaire : *Megerlia truncata*, *Megathiris detruncata* et *Cistellarcula* ? cf. *loevis* ; deux possédaient un pédoncule bien enserré dans un collier transapical : *Terebratulina retusa* (avec un pédoncule subdivisé à son extrémité en filaments capables de corroder et de perforer le substrat) et *Terebratula terebratula* (à pédoncule épais et court) ; enfin une espèce possédait un pédoncule grêle sortant en position subapicale : *Phapsirhynchia sanctapaulensis*. Il apparaît que cette dernière ne pouvait pas supporter un hydrodynamisme élevé, ce que confirme d'ailleurs sa forme globuleuse. Les Térébratules au contraire pouvaient vivre en milieu agité, mais fixées sur un substrat très cohérent. Quant aux autres formes, plus petites, elles devaient s'abriter dans un milieu d'enchevêtrements et d'anfractuosités, tel que couverts d'algues et colonies de Bryozoaires, rameuses ou branchues.

2. Sur la répartition bathymétrique

Il est nécessaire, ici, de faire appel avec précision aux données actuelles. En Méditerranée vivent de nos jours onze espèces de Brachiopodes : trois demeurent dans les 40 m superficiels (*Argyrotheca cuneata*, *A. neapolitana* et *A. cistellula*), trois autres descendent jusqu'à 80-100 m (*Crania anomala*, *Lacazella mediterranea* et *Megathiris detruncata*), les cinq autres les relayant de 80 à 250 m (*Platidia anomioides*, *P. davidsoni*, *Megerlia truncata*, *Terebratulina retusa* et *Gryphus vitreus*).

Plusieurs espèces fossiles et actuelles sont directement comparables. *Lacazella mediterranea*, d'après les divers exemples connus dans le Cénozoïque périméditerranéen et dans les eaux actuelles de la marge continentale algérienne et de la côte provenço-italienne, vit de préférence entre 50 et 100 m à l'abri de l'éclairement direct. Elle recherche donc les anfractuosités, les surplombs ou les couverts d'algues, de colonies coralliennes ou de Bryozoaires. *Megathiris detruncata* fréquente le même habitat. Par contre, *Megerlia truncata* et *Terebratulina retusa* vivent à de plus grandes profondeurs.

Il faut encore remarquer : 1) que les grosses Térébratules à test épais bien « charpenté » ont disparu et qu'on ne trouve à leur place — au point de vue de la systématique — que les fragiles *Gryphus vitreus* à test mince et translucide vivant en profondeur calme ; 2) que les Rhynchonelles ont définitivement disparu.

3. Sur la répartition géographique

Reprenons les espèces pliocènes d'Aguilas.

Crania abnormis est connue dans le Miocène de France (Aquitaine) et d'Italie et *Lacazella mediterranea* est caractéristique du bassin méditerranéen depuis le Miocène. Toute-

fois, cette espèce s'en est échappée puisqu'on la trouve actuellement dans l'Atlantique occidental (golfe du Mexique et mer des Antilles).

Megathiris detruncata est connue dans tout le Néogène méditerranéen, de même que *Megerlia truncata*. Mais l'une et l'autre se sont également échappées de la Méditerranée puisqu'on les retrouve de nos jours en Atlantique oriental, respectivement de « Guernesey à Madeire » et de « la Manche aux Canaries » (Thomson).

Terebratulina retusa, par contre, caractérise aussi bien le Néogène de l'Europe nord-occidentale que celui d'Italie. Actuellement, elle vit en Atlantique du Nord-Ouest et abonde sur les côtes de Norvège, de Suède, voire de Bretagne. Elle prolifère également en Méditerranée. C'est la première fois, semble-t-il, qu'elle est citée dans le Pliocène d'Espagne.

Terebratula terebratula, mais aussi *T. ampulla* et *T. sinuosa* (taxons méritant d'être réétudiés) abondent dans le Pliocène d'Italie, tandis que des formes bien différentes caractérisent le Pliocène d'Angleterre.

Enfin, *Aphelesia bipartita*, connue dans le Néogène d'Italie, de Sicile et de Malte, formait des populations bien différentes de celles d'une autre Rhynchonelle du Pliocène d'Angleterre et de Belgique, *Hemithyris psittacea*, qui vit actuellement dans l'Atlantique Nord et le Pacifique Nord. Quant à la Rhynchonelle trouvée dans le Pliocène d'Espagne, tant dans la région d'Aguilas, où elle semble rare, que dans la région d'Elche et surtout dans la sierra de Santa Pola, elle diffère assurément de l'espèce connue dans le Pliocène d'Italie et constitue le nouveau taxon *Phapsirhynchia sanctapaulensis* (*in* Pajaud, 1976).

Conclusion

Les Brachiopodes du Pliocène de la région d'Aguilas semblent nous indiquer :

1. Qu'ils appartenaient pour l'essentiel à un fonds faunique typiquement méditerranéen dont les populations commençaient peut-être à alimenter les « migrations » vers l'Atlantique ou inversement à ingérer certaines immixtions (ce pourrait être le cas de *Terebratulina retusa*).

2. Qu'ils colonisaient, autour de paléoreliefs agressés par la mer pliocène, des milieux diversifiés : les uns de faible profondeur (moins de 40 m), de haute énergie, avec des zones à forts courants balayant des substrats durs, habitat propice aux grosses Térébratules ; d'autres de profondeur moyenne (40 à 80-100 m), régulièrement brassés, mais avec des zones plus abritées où proliféraient des tapis d'Algues et de Bryozoaires, favorables aux Mégathyrididés et aux Thécidéidés ; d'autres encore plus profonds, calmes, propices à l'installation te au maintien des Térébratulines (à la recherche d'eaux plus froides qu'en surface) et des *Megerlia*.

3. Que les thanatocœnoses à la formation desquelles ils ont participé forment deux groupes plus ou moins mélangés : un groupe comprenant les grosses Térébratules à divers stades de leur développement ontogénique, certaines coquilles étant brisées, mais avec des brachiosquelettes en partie conservés, et un test relativement peu usé (milieu certainement agité mais transport réduit) ; un groupe incluant les petits Brachiopodes, valves connexes ou séparées, peu usées, certaines coquilles encore fixées sur des débris organiques (dispersion à faible distance à partir d'un habitat de type « prairie » : support d'Algues et de Bryozoaires, désagrégé puis dispersé avec son épibios).

LES ÉCHINODERMES [1]

Les Échinodermes sont bien représentés dans le Pliocène de la région d'Aguilas, puisque toutes les classes actuellement vivantes y figurent, à l'exception des Holothuries. Douze genres d'Échinides ont été reconnus, dont sept comportent treize espèces déterminées. Cependant beaucoup de taxons ne sont représentés que par des fragments.

1. **Biostratigraphie et biogéographie**

Peu d'espèces ont une signification très précise : seuls *Cidaris* aff. *margaritifera*, *Arbacina* aff. *nicaisei*, *Clypeaster aegyptiacus*, *Echinolampas hoffmanni*, ne se rencontrent qu'au Pliocène, le dernier toutefois subsistant au Sicilien. Inversement *Echinolampas angulata nodulosa*, qui est assez abondant, est trouvé généralement au Miocène, bien qu'une forme du Calabrien de Calabre ait été attribuée à *angulata* (Stefanini, 1911) ; de même le genre *Schizobrissus* ne semblait pas avoir été signalé jusqu'alors au-delà du Miocène terminal. Sur les deux espèces d'*Histocidaris*, *oranensis* n'avait pas encore été rencontrée en dehors du Miocène supérieur (ex-Sahélien), mais leur aspect à toutes deux suggère un remaniement. En conclusion, l'ensemble de la faune d'Échinides est en accord avec un âge pliocène.

Au point de vue biogéographique, cette faune présente un net caractère mésogéen, bien que certaines espèces, telles que *Cidaris cidaris* ou *Echinocyamus pusillus*, possèdent une très vaste répartition.

2. **Remarques écologiques**

Ces Oursins, qui appartiennent à des groupes divers (Réguliers Cidaroïdes et Temnopleuroïdes, Irréguliers Clypéastroïdes, Cassiduloïdes et Spatangoïdes), ont eu des modes de vie différents et ont occupé des « niches » écologiques distinctes. On peut séparer à cet égard deux séries de formes : d'une part celles qui vivent à la surface du fond et qui, relativement mobiles, pourraient être qualifiées d' « errantes » (essentiellement des Réguliers) ; d'autre part celles qui, plus ou moins enfouies au sein du sédiment, sont plus sédentaires (la plupart des Irréguliers).

Dans les gisements de la région d'Aguilas, les formes « errantes », auxquelles on peut ajouter les Crinoïdes, les Astérides et les Ophiurides, sont représentées par des fragments de test, des pièces squelettiques isolées ou des appendices détachés (radioles), à moins que ces formes ne soient de très petites dimensions (individus jeunes, notamment).

Les formes sédentaires, qui souvent ici atteignent de plus grandes tailles (voir *Clypeaster*), existent également à l'état de débris ; mais elles comprennent aussi des spécimens à peu près complets, même au test fragile (*Echinolampas angulata nodulosa*, *Schizaster*, *Echinocardium*). Elles pourraient donc avoir été moins déplacées après leur mort que les formes « errantes ».

1. Par Jean Roman.

Assurément, l'ensemble de la faune n'a pas vécu dans un seul et même biotope : certains genres ou espèces qui sont connus à l'époque actuelle le montrent bien. Au point de vue de la température de la mer, il faut noter, à côté de genres indifférents (par exemple *Schizaster*, *Echinocardium*), la présence d'Échinides de caractère tropical marqué (*Histocidaris*, *Clypeaster*) ou subtropical (*Echinolampas*). Beaucoup de genres ont une distribution bathymétrique assez étendue, à partir de la zone littorale, mais certains sont particulièrement abondants dans celle-ci (par exemple *Clypeaster* et *Echinolampas*). Cependant *Histocidaris* n'est connu actuellement qu'à partir de 200 m de profondeur, quoique certains Oursins du groupe des *Histocidarina* puissent se rencontrer dans les limites de la région sublittorale. *Cidaris cidaris* est signalé à partir de 50 m. L'ensemble de ces données suggère néanmoins un milieu relativement littoral, au moins pour les formes sédentaires.

Parmi celles-ci, certaines vivaient à la surface du sédiment ou très légèrement enfouies : ainsi le gros *Clypeaster aegyptiacus*, si on admet pour lui des mœurs analogues à celles de *C. rosaceus* Linné, forme actuelle des Antilles qui fréquente les herbiers de Zostères à proximité des récifs coralliens. Les *Echinolampas* s'enfonçaient plus ou moins dans le sédiment, peut-être même complètement à la manière de certains autres Cassiduloïdes vivants. Les minuscules *Echinocyamus pusillus* se rencontrent mélangés au sable coquillier. *Spatangus* occupe à peu près la même « niche » écologique : il ne s'enfouit que très peu profondément. *Echinocardium*, au contraire, est capable de demeurer au sein d'un sédiment plus fin, loin du niveau du fond, auquel il est relié par une « cheminée ».

Les formes « errantes » sont ici bien moins volumineuses que les sédentaires. *Cidaris cidaris* — et sans doute d'autres espèces de « *Cidaris* » au sens large — préfère les fonds durs, sur lesquels il se déplace au moyen de ses radioles. On doit pouvoir se représenter le mode de vie de *Schizechinus* d'après celui du genre voisin actuel *Lytechinus*, dont l'espèce *L. variegatus* (Lamarck) a été bien étudiée (Kier & Grant, 1965). En Floride (récif corallien de Key Largo), cet Oursin se trouve aux mêmes endroits que *Clypeaster rosaceus* : comme lui, il fréquente les herbiers, qui lui fournissent sa nourriture végétale.

Les Euryales vivent habituellement à de grandes profondeurs. Un Ophiuride de ce groupe, le genre *Astrophyton*, a cependant été observé communément dans la région des Antilles, entre 20 et 30 m de profondeur (Macurda, 1976). Son milieu de vie est donc peu éloigné de celui de *Lytechinus* et *Clypeaster*.

LES GASTÉROPODES [1]

Les Gastéropodes n'ont été que très partiellement conservés et les rares espèces récoltées ne sont certainement pas représentatives de l'ensemble de la faune. Les coquilles, en aragonite, ont été dissoutes et l'on ne possède que des moules internes à l'exception toutefois de *Cirsotrema lamellosum* (Br.), de la famille des Scalariidae, en raison de la structure particulière du test chez les représentants de ce groupe.

Les trois espèces déterminées (*Strombus coronatus* Defr., *Cirsotrema lamellosum* (Br). et *Conus (Lithoconus) mercati* Br.) n'ont pas grande signification stratigraphique car on

1. Par Philippe Brébion.

les rencontre à la fois dans le Miocène et le Pliocène atlanto-méditerranéens. La présence de Cônes et de Strombes indique une mer très peu profonde. De nos jours on les rencontre fréquemment sur les récifs coralliens. Dans le Tyrrhénien méditerranéen, les Strombes abondent dans les formations calcaires organogènes.

Le genre *Cirsotrema* survit encore en Méditerranée, mais il est surtout répandu aujourd'hui dans la province indopacifique. Sur la côte occidentale d'Afrique, on connaît des Cônes très voisins de l'espèce fossile néogène. De même *Strombus coronatus* Defr. est remplacé dans la même région par *Strombus bubonius* Link. Cette faune de Gastéropodes, autant que l'on puisse en juger du fait de sa pauvreté, paraît d'un type nettement tropical.

LES CRUSTACÉS CIRRIPÈDES [1]

Dans les taphocœnoses benthiques de la région d'Aguilas, deux types de Crustacés Cirripèdes Operculés de la famille des Balanidés ont été découverts : d'une part des Balanidés saxicoles du genre *Balanus*, d'autre part des Balanidés épizoaires du genre *Creusia*. Deux publications séparées leur ont été consacrées (Pajaud, 1976*b*, 1976*c*) en raison de l'intérêt que présente cette faune du point de vue écologique.

1. Informations fournies par les Balanidés saxicoles

Trois espèces de Balanes *s.s.* ont été récoltées dans la région de Terreros. L'une provient de la molasse marneuse glauconieuse (gisement I) : *Balanus (Megabalanus) tintinnabulum tintinnabulum* Linné ; une deuxième de la molasse à débris volcaniques (gisement II) : *Balanus (Balanus) amphitrite* Darwin ; la troisième étant commune aux deux faciès : *Balanus (Balanus) perforatus angustus* Gmelin.

Toutes trois sont connues depuis l'Oligocène. Ce sont des indicateurs de mers tempérées ou tropicales. Elles vivent dans des eaux superficielles, sur fonds rocheux ou grossièrement détritiques ; elles sont fréquemment fixées sur des coquilles d'Ostréidés. Les formes de Terreros semblent avoir été quasiment retrouvées sur place.

2. Informations fournies par les Balanidés épizoaires

Dans la même famille que les Balanes *s.s.*, existent de petits Cirripèdes Operculés peu connus mais extrêmement intéressants du point de vue de leur étho-écologie. Ils vivent en effet en étroite association avec d'autres organismes des milieux coralliens, au premier rang desquels les Madréporaires. Leur morphologie s'en trouve quelque peu modifiée. Les spécimens de Terreros, trouvés dans la molasse marneuse glauconieuse en compagnie, après tamisage, de divers autres fossiles de petite taille, appartiennent à une seule espèce : *Creusia phryxa* Pajaud.

Sa présence dans le Pliocène d'Espagne semble révéler pour la Méditerranée occidentale

1. Par Daniel Pajaud.

une température plus élevée que de nos jours, car tous les Creusiinae connus depuis le Miocène sont, à l'exception d'une seule espèce eurytherme, des indicateurs de mers chaudes.

Du point de vue bathymétrique, rien de précis n'a pu être établi pour les formes fossiles. L'hypothèse par ailleurs avancée d'une fixation sur ou dans le corps mou d'un Actiniaire (Pajaud, 1976*b*) permet aussi bien d'envisager un milieu calme qu'un milieu littoral plus agité. Cependant, à la lumière des indications fournies par l'ensemble taphocœnotique de Terreros, on peut raisonnablement penser que les *Creusia* « devaient partager avec leur hôte un biotope dominé par l'abondance des colonies de Bryozoaires abritant de petits Brachiopodes » (Pajaud, 1976*c*), peut-être vers 40 m ou 50 m de profondeur.

AUTRES COMPOSANTS DE LA FAUNE

Il nous faut encore citer la présence d'Algues calcaires, de Foraminifères et de divers autres groupes d'Invertébrés marins :

— des Serpulidés, les uns fixés sur des coquilles de Bivalves et de Brachiopodes (*Serpula*), les autres libres dans le sédiment (*Ditrupa*) ;

— des Crustacés Décapodes (pince) ;

— des organismes énigmatiques (qui ne sont ni des Spongiaires ni des Polypiers).

CONCLUSIONS

1. **Age.** — Si certains groupes (Gastéropodes et Cirripèdes) indiquent simplement un âge néogène, en revanche les Échinides, les Bryozoaires, les Brachiopodes et les Bivalves permettent parfois de préciser l'âge pliocène de tous les gisements concernés. D'après ces faunes, il n'apparaît toutefois aucune distinction à valeur stratigraphique entre Pliocène I et Pliocène II.

2. **Paléobiogéographie.** — Tous les groupes appartiennent typiquement au fonds mésogéen hérité des mers miocènes.

3. **Climat.** — L'ensemble des groupes indique une température plus chaude que celle de l'actuelle Méditerranée. Mais, si certaines formes sont tropicales (en particulier les genres *Flabellipecten, Strombus* et *Clypeaster*), la majorité des Bivalves et plus encore les Brachiopodes tempèrent nettement cette impression.

4. **Profondeur.** — Un certain éventail des profondeurs est révélé par l'analyse des divers groupes et peut se manifester au sein d'un même gisement. Un accord peut être dégagé pour un étagement des faunes entre 10 et 60 m, les Pectinidés étant rares dans la zone littorale, à l'exception de *Mimachlamys varia*. En outre, de plus grandes profondeurs sont suggérées par la présence de *Pycnodonte, Terebratulina* et *Megerlia.*

5. **Salinité.** — Milieu franchement marin et non fermé sans aucune trace de milieux dessalés proches.

6. **Substrat.** — Certains éléments de la faune requéraient un sédiment meuble — sable grossier — donc en milieu relativement calme (*Clypeaster*, *Echinocyamus*, *Echinolampas*, *Strombus*, *Pecten* et divers Hétérodontes). D'autres espèces indiquent la présence d'un substratum cohérent — roche nue et blocs organo-détritiques — (*Balanus*, *Terebratula*, *Cidaris*, *Mimachlamys*). D'autres encore correspondent à un environnement bien défini, situé vers les 50 m, traduisant un paysage de couverts algaires et de colonies de Bryozoaires abritant une riche faune associée, au sein de laquelle le dyptique Mégathyrididés-Théci-déidés et peut-être le Cirripède *Creusia*.

7. **Taphonomie.** — Les nombreuses cassures qui affectent les colonies de Bryozoaires, les Brachiopodes, les Échinides et les Bivalves, ainsi que l'usure assez prononcée de tous les moules internes de Mollusques, d'un grand nombre de Bryozoaires et du test de certains Brachiopodes et Crustacés Cirripèdes, également des thèques volumineuses de certaines espèces d'Échinides, sont le résultat d'un transport certain des faunes jusque dans leurs thanatocœnoses définitives. Toutefois des observations faites en particulier sur les Brachiopodes et les Bivalves, permettent d'envisager un transport sur de faibles distances. En effet, la présence de valves creuses plutôt que de valves plates chez les Ostréidés et les Pectinidés, le parfait état de conservation de l'ornementation chez les Spondyles et les Cirripèdes épizoaires par exemple, l'éventail des stades de croissance au sein des populations de Térébratules et de Pectinidés, ne sont pas compatibles avec un transport sur de longues distances, mais semblent plutôt indiquer un simple brassage. Brassage sur place (restes fragmentaires ou entiers plus ou moins usés : colonies branchues de Bryozoaires, coquilles de Térébratules, tests de Cidaridés), localement violent (débris de *Terebratula*, *Clypeaster*, *Oopecten*), mais n'ayant pas systématiquement affecté tous les composants des assemblages. Les fossiles de petite taille (petits Bryozoaires discoïdes ou sphériques, tous les petits Brachiopodes et petits Balanidés, tous les petits Échinides) ainsi que les formes légères (Anomies) ont plus facilement échappé au bris et à l'usure.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Bellardi, L., 1872-1888. — I Molluschi dei terreni terziarii del Piemonte e della Liguria. Part. I-V. Turin.

Brébion, Ph., G. Demarcq, A. Lauriat, et C. Montenat, 1971. — Le Pliocène de la région d'Elche (province d'Alicante, Espagne) et sa faune de Mollusques. *Estudios geol. Inst. Invest. geol. Lucas Mallada*, **27** : 197-211, 2 fig., 1 tabl.

Caulet, J., 1972. — Les sédiments organogènes du précontinent algérien. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, n. s., sér. C, **25** : 289 p., 92 fig.

Davidson, T., 1852. — A monograph of the British fossil Brachiopoda, 1 (1), The Tertiary Brachiopoda. *Paleontogr. Soc.*, Londres.

— 1870. — On Italian Tertiary Brachiopoda. *Geol. Mag.*

— 1874. — A monograph of the British fossil Brachiopoda, 4. Supplements.

Depéret, Ch., et F. Roman, 1902-1912. — Monographie des Pectinidés néogènes de l'Europe et des régions voisines. *Mém. Soc. géol. Fr.*, Paléont., **26** : 168 p., 71 fig., 23 pl., 1 tabl.

Fernex, F., J. Magné, et D. Mongin, 1967. — The paleogeography of the eastern betic ranges of southern Spain during the Cenozoic. System. Assoc., 7, Aspect of Tethyan Biogeogr. : 239-246.

Gignoux M., 1913. — Les formations marines pliocènes et quaternaires de l'Italie du Sud et de la Sicile. *Annls Univ. Lyon*, n. s., 1, Sci. Med., **36** : 693 p., 42 fig., 21 pl., tabl.

Glibert, M., et L. Van de Poel, 1965. — Les Bivalvia fossiles du Cénozoïque étranger des collections de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique. *Mém. Inst. r. Sci. nat. Belg.*, Bruxelles, 2e sér., **77** : 1-112 ; **78** : 1-105.

Johnson, R. G., 1960. — Models and methods for analysis of the mode of formation of fossil assemblages. *Bull. geol. Soc. Am.*, New York, **71** : 1075-1086, 2 fig.

Kier, P. M., 1975. — The Echinoids of Carrie Bow Cay, Belize. *Smithson. Contr. Zool.*, **206** : 1-45, 8 fig., 12 pl.

Kier, P. M., et R. E. Grant, 1965. — Echinoid distribution and habits, Key Largo coral reef Preserve, Florida. *Smithson. misc. Collns*, **149** (6) : 1-68, 15 fig., 16 pl.

Lauriat A., 1974. — Observations paléoécologiques sur les Bivalves pliocènes de la carrière Broussan près Saint-Gilles-du-Gard. *Annls Paléont.*, Invertéb., **60** (2) : 211-222, 2 fig.

— 1974. — Interprétation d'un dépôt coquillier d'âge récent, sur la plage des Baronnets près le Grau-du-Roi (Gard). *Bull. Écol.*, **4** (4) : 289-296. 2 fig.

Macurda, D. B. Jr., 1976. — Skeletal modifications related to food capture and feeding behavior of the basketstar *Astrophyton*. *Paleobiology*, Chicago, **2** (1) : 1-7, 3 fig.

Malatesta, A., 1974. — Malacofauna Pliocenica Umbra. *Memorie descr. Carta geol. Ital.*, **13** : I-XII, 1-498, 32 pl.

Mongereau, N., 1970. — Les Bryozoaires cyclostomes branchus du Miocène du Bassin du Rhône. *Docum. Lab. Géol. Lyon*, **37** : 1-95, 18 fig., 22 tabl.

Montenat, C., P. de Renéville, et C. Bizon, 1978. — Le Néogène des environs d'Aguilas (Provinces de Murcia et d'Alicante), Cordillères bétiques, Espagne. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., no 511 Sciences de la Terre 68 : 37-54.

Nicklès, M., 1950. — Mollusques testacés marins de la côte occidentale d'Afrique (Manuels Ouest-africains, vol. II). Paris, Lechevalier, IX + 269 p., fig., tabl.

Pajaud, D., 1976. — Les Brachiopodes du Pliocène I de la Sierra de Santa Pola (Sud d'Alicante, Espagne) : *Terebratula terebratula* (Linné, 1758) et *Phapsirhynchia sanctapaulensis* nov. gen., nov. sp. *Annls Soc. géol. N.*, Lille, **96** : 99-106.

— 1976*a*. — Les Brachiopodes du Pliocène I de la région d'Aguilas (S. d'Almeria, Espagne). *Annls Paléontol.*, Invertéb., Paris, **63** (1) : 59-75, 3 tabl., 3 fig., 2 pl.

— 1976*b*. — Relations entre Cirripèdes Operculés et Madréporaires ; hypothèse de la fixation sur un Actiniaire pour *Creusia phryxa* nov. sp. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **282**, sér. D : 1717-1720.

— 1976*c*. — A propos des fossiles du Pliocène d'Aguilas (Sud d'Almeria, Espagne). Découverte de Cirripèdes Operculés (Crustacés) et discussion sur l'étho-écologie des formes épizoaires. *Géobios*, **9** (4) : 481-502.

Pasteur-Humbert, Ch., 1962. — Les Mollusques testacés marins du Maroc. *Trav. Inst. Scient. chérif.*, sér. zool., **23** : 245 p., 42 pl., 1 carte ; **28** : 184 p., 3 fig., 39 pl.

Pouyet, S., 1976. — Bryozoaires cheilostomes du Pliocène d'Aguilas (Espagne méridionale). *Nouv. Archs Mus. Hist. nat., Lyon*, **14** : 53-82, 3 fig., pl. 10-14.

Raffi, S., 1970. — I Pettinidi del Pliocene e Calabriano dell'Emilia occidentale (Piacentino e Parmense). *Boll. Soc. paleont. ital.*, **9** (2) : 97-135, pl. 25-35.

Roger, J., 1939. — Le genre *Chlamys* dans les formations néogènes de l'Europe. *Mém. Soc. géol. Fr.*, n. s., **40** : 294 p., 113 fig., 28 pl., tabl.

Rolin, M. F., 1971. — État des restes de Lamellibranches dans les thanatocénoses et relations avec les conditions de formation : les cassures. *Trav. Lab. Paléont. Orsay* : 77 p., 7 pl.

Sacco, F., 1890-1904. — I Molluschi dei terreni terziarii del Piemonte et della Liguria. Part. VI-XXX. Turin.

SEGUENZA, G., 1865. — Paleontologia malacologica delle rocce terziarie del distretto di Messina. Classe Brachiopodi. *Memorie Soc. ital. Sci. Nat.*, Milan.

STEFANINI, G., 1911. — Note echinologiche I-IV. Riv. ital. *Paleont.*, **17** (4) : 81-94, pl. 5.

THOMSON, J. A., 1927. — Brachiopod morphology and genera (Recent and Tertiary). Wellington.

WENZ, W., 1938-1944. — Handbuch der Paläozoologie, 6 (1), Allgemeiner Teil und Prosobranchia. Berlin.

Manuscrit déposé le 1er février 1977.

Achevé d'imprimer le 28 février 1978.

IMPRIMERIE NATIONALE

8 564 001 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., 42 (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 tirés à part de leurs articles.

MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.